

**EFFECTOS DEL MUÉRDAGO (*Viscum album* L.) SOBRE EL
CRECIMIENTO SECUNDARIO DEL PINO SILVESTRE
(*Pinus sylvestris* L.) EN LA SIERRA DE GÚDAR (TERUEL):
INTERACCIONES CON EL CLIMA.**



**PROYECTO FINAL DE CARRERA DE INGENIERO DE MONTES
ESCOLA TÈCNICA SUPERIOR D' ENGINYERIA AGRÀRIA
(ETSEA) LLEIDA**



ALUMNO: Gabriel Sangüesa Barreda.
TUTOR: Luis Serrano Endolz. ETSEA. Univ. Lleida.
COTUTOR: Jesús Julio Camarero Martínez. Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC).

Abril de 2009

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	
1.1. El muérdago y sus efectos sobre el huésped.	1
1.2. El muérdago en la Sierra de Gúdar (Teruel).	2
1.3. Objetivos e Hipótesis.	4
2. METODOLOGÍA	
2.1. Especies de estudio.	5
2.2. Zonas de muestreo.	7
2.3. Muestreo de campo.	10
2.4. Métodos dendrocronológicos.	14
2.5. Relaciones entre crecimiento y clima.	16
2.6. Análisis estadísticos.	19
2.7. Análisis espaciales.	20
3. RESULTADOS	
3.1. Estructura de los bosques muestreados.	24
3.2. Análisis espacial del patrón de los árboles.	33
3.3. Análisis del patrón espacial de la edad de las matas de muérdago.	34
3.4. Dinámica espaciotemporal de las matas de muérdago.	38
3.5. Efectos del muérdago sobre el crecimiento.	42
3.5.1. El crecimiento primario.	42
3.5.2. Crecimiento secundario.	44
3.5.3. Relación entre crecimiento secundario y clima.	54
4. DISCUSIÓN	
4.1. Diferencias entre sitios en los efectos del muérdago sobre el crecimiento.	59
4.2. La población de muérdago a escala árbol.	62
4.3. Interacciones entre las sequías y el muérdago y efectos sobre el crecimiento.	63
4.4. Medidas de gestión.	64
5. CONCLUSIONES.	65
6. BIBLIOGRAFÍA.	67
7. APÉNDICES.	70

RELACIÓN DE TABLAS

1. INTRODUCCIÓN

2. METODOLOGÍA

Tabla 2.1. Características de las áreas de muestreo.	10
Tabla 2.2. Número de testigos radiales según grado de abundancia y sitio.	13
Tabla 2.3. Características de las estaciones meteorológicas.	19

3. RESULTADOS

Tabla 3.1. Características de las parcelas.	24
Tabla 3.2. Grado de abundancia de muérdago en las distintas zonas de muestreo.	24
Tabla 3.3. Comparación de las variables de las zonas de muestreo SA, SB, PA y PB.	27
Tabla 3.4. Comparación de las variables de la zona de muestreo C.	28
Tabla 3.5. Relaciones entre variables para las zonas de muestreo SA, SB, PA y PB.	31
Tabla 3.6. Relaciones entre variables para la zona de muestreo C.	32
Tabla 3.7. Resumen de los análisis espaciales de las parcelas.	34
Tabla 3.8. Características de los pies estudiados en el análisis poblacional de las matas.	35
Tabla 3.9. Parámetros estadísticos del modelo ajustado sobre edad y diámetro basal.	41
Tabla 3.10. Relaciones entre la posición espacial y características de las matas.	42
Tabla 3.11. Efectos de los factores fijos e interacciones sobre el ápice.	43
Tabla 3.12. Efectos de los factores fijos e interacciones sobre el BAI.	47
Tabla 3.13. Estadísticos descriptivos del crecimiento radial.	56

RELACIÓN DE FIGURAS

1. INTRODUCCIÓN

Figura 1.1.	Individuos de <i>P. sylvestris</i> con una gran abundancia de muérdago.	3
--------------------	---	---

2. METODOLOGÍA

Figura 2.1.	Distribución de <i>Viscum album subsp. austriacum</i> en Europa.	5
Figura 2.2.	Germinación de <i>Viscum album subsp austriacum</i> sobre <i>Pinus sylvestris</i> .	6
Figura 2.3.	Cortes histológicos de tallo de muérdago.	6
Figura 2.4.	Distribución de <i>Pinus sylvestris</i> en Europa.	7
Figura 2.5.	Fotografías de las cinco zonas de muestreo.	8
Figura 2.6.	Situación geográfica de las zonas de muestreo del Solano de la Vega.	9
Figura 2.7.	Situación geográfica de las zonas de muestreo del Puerto de Gúdar.	9
Figura 2.8.	Ejemplo de aplicación de la escala de Hawksworth.	11
Figura 2.9.	Fotografías de los pies del estudio poblacional.	12
Figura 2.10.	Mata de muérdago de seis años de edad.	13
Figura 2.11.	Foto de un testigo de madera ("core").	13
Figura 2.12.	Climodiagrama de Alcalá de la Selva para el periodo 1949-2007.	17
Figura 2.13.	Serie climáticas regionales de temperatura media y precipitación total.	18

3. RESULTADOS

Figura 3.1.	Frecuencia de daños según la escala modificada de Hawksworth.	25
Figura 3.2.	Relación entre altura (m) y dbh (cm) para los distintos grados de infección.	26
Figura 3.3.	Valores medios de variables estructurales seleccionadas.	29
Figura 3.4.	Tendencia negativa entre abundancia de muérdago y BAI/Área tronco.	30
Figura 3.5.	Tendencia positiva entre abundancia de muérdago y dbh.	30
Figura 3.6.	Distribución de los pies en las parcelas SA, SB, PA y PB.	33
Figura 3.7.	Distribución espacial de las matas de muérdago en función de la edad.	36
Figura 3.8.	Situación espacial y frecuencia de matas de muérdago.	37
Figura 3.9.	Análisis espacial de puntos de las matas de muérdago.	38
Figura 3.10.	Distribución espacial de las matas en función de su edad y su posición.	39
Figura 3.11.	Diagrama de frecuencia de las edades de las matas con el ajuste de la curva.	40
Figura 3.12.	Relaciones entre edad y diámetro basal de las matas de muérdago.	41
Figura 3.13.	Crecimiento primario (longitud) y secundario (diámetro) de los ápices.	43
Figura 3.14.	Frecuencia de árboles con cambios de crecimiento (CC) positivos.	44
Figura 3.15.	Serie de crecimiento radial de dos pinos sin muérdago en SA.	44
Figura 3.16.	Reducción relativa del crecimiento según la abundancia de muérdago.	45
Figura 3.17.	Reducción relativa del crecimiento para la zona de muestreo C.	46
Figura 3.18.	Anchura del anillo anual en milímetros durante el periodo de 1960-2008.	48
Figura 3.19.	Logaritmo de la anchura del anillo anual de crecimiento.	49
Figura 3.20.	Incremento del área basimétrica en cm ² /año durante 1960-2008.	50
Figura 3.21.	Anchura del anillo y BAI de la zona de muestreo C.	52
Figura 3.22.	Logaritmo de la anchura del anillo y BAI para la zona de muestreo C.	53
Figura 3.23.	Incremento de área basimétrica (BAI) de los pies del estudio poblacional.	54
Figura 3.24.	Relaciones entre crecimiento y variables climáticas mensuales.	57
Figura 3.25.	Coefficientes de correlación entre crecimiento y precipitación de mayo.	58

4. DISCUSIÓN

5. CONCLUSIONES

Figura 5.1.	Esquema conceptual de los principales resultados obtenidos.	66
--------------------	---	----

6. BIBLIOGRAFÍA

7. APÉNDICES

Figura 7.1.	Disposición de las matas de muérdago en el pie 1 en función de la edad.	70
Figura 7.2.	K de Ripley de las matas de muérdago en el pie 1 en función de la edad.	71
Figura 7.3.	Disposición de las matas de muérdago en el pie 2 en función de la edad.	72
Figura 7.4.	K de Ripley de las matas de muérdago en el pie 2 en función de la edad.	73
Figura 7.5.	Disposición de las matas de muérdago en el pie 3 en función de la edad.	74
Figura 7.6.	K de Ripley de las matas de muérdago en el pie 3 en función de la edad.	75

RESUMEN

El muérdago (*Viscum album* L.) es una de las plantas hemiparásitas más extendidas en los bosques de coníferas. Sin embargo, apenas existen estudios que evalúen sus efectos sobre el crecimiento y el vigor de los árboles en relación con eventos climáticos extremos como las sequías y considerando la dinámica espaciotemporal de las poblaciones de muérdago a la escala de árbol y de rodal. El cambio climático podría contribuir a un aumento de sequías severas que podrían condicionar los efectos del muérdago sobre el crecimiento del árbol. Este trabajo pretende resolver estas cuestiones en poblaciones de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) de la Sierra de Gúdar (Teruel) y así decidir en qué momento un determinado nivel de abundancia de muérdago afecta al crecimiento de los árboles. Para ello se ha realizado un estudio estructural, espacial y dendroecológico en árboles con niveles diferentes de abundancia de muérdago a escalas de árbol y de rodal en cinco sitios de estudio con condiciones ecológicas contrastadas. Los árboles con mayor presencia de muérdago muestran mayor diámetro del tronco y de la copa que los sanos y en el pasado presentaban un crecimiento mayor que los que actualmente no albergan muérdago. La anchura del anillo y el incremento de área basimétrica se reducen a medida que aumenta el grado de abundancia de muérdago, mostrando un declive mayor de crecimiento en el ápice del árbol donde las matas de muérdago son muy abundantes y suelen presentarse agregadas y con una edad media mayor que a alturas de la copa inferiores. Los árboles con mayor presencia de muérdago que muestran un declive en el crecimiento suelen albergar poblaciones de muérdago en fase exponencial con abundantes matas jóvenes y maduras (reproductivas). El crecimiento radial de los árboles con abundante muérdago se redujo mucho tras episodios de sequía severa que parecen interaccionar con el muérdago y causan una reducción del crecimiento radial, determinado en gran medida por las precipitaciones primaverales. El declive de crecimiento está asociado a una pérdida de vigor (defoliación) y a un aumento de la mortalidad que podrían aumentar como consecuencia del calentamiento global.

Palabras clave: análisis espacial, crecimiento, dendrocronología, muérdago, *Pinus sylvestris*, plantas hemiparásitas, sequía, Sierra de Gúdar y *Viscum album*.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento a J. J. Camarero (IPE, CSIC) por su valiosa ayuda y siempre sabio consejo, gracias al cual pudo llegar a completarse este proyecto.

También agradecer la ayuda prestada por Luis Serrano (ETSEA, UDL), al personal del Laboratorio de Sanidad Forestal de Mora de Rubielos (Departamento de Medio Ambiente; Gobierno de Aragón), y como no a los compañeros del Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC, Zaragoza).

Y por último agradecer a mi familia y amigos por la ayuda y motivación recibida, especialmente a mi novia que fue de gran apoyo en todo momento.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. El muérdago y sus efectos sobre el huésped.

Las especies de muérdagos se consideran plantas hemiparásitas ya que realizan su propia función clorofílica pero obtiene gran parte de nutrientes, carbono y agua de la planta parasitada por lo que pueden provocar cierto estrés a su planta huésped (Hawksworth y Wiens 1996, Zuber 2004). En árboles muy infectados por especies de muérdago se ha estimado una reducción de hasta el 60 % en la acumulación de carbono (Marshall y Ehleringer 1990, Meinzer *et al.* 2004), aunque las repuestas en cuanto a la actividad fotosintética, el contenido de nitrógeno de las hojas o la eficiencia en el uso del agua a nivel de árbol han sido dispares en árboles muy infectados por distintas especies de muérdago (Sala *et al.* 2001, Logan *et al.* 2002).

En este estudio se considera el muérdago (*Viscum album* L.), que es una de las principales plantas hemiparásitas europeas que afecta tanto a especies de árboles caducifolios como a especies de coníferas, principalmente de la familia *Pinaceae*, en cuyo caso se considera la subespecie de *V. album* ssp. *austriacum* (Wiesb.) Vollmann (Zuber, 2004). Estudios recientes muestran cómo en determinados bosques de coníferas sometidos a estrés hídrico se observaba un decaimiento generalizado y pérdida de vigor, tras períodos prolongados de sequía, en individuos de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) con abundantes matas de muérdago (Dobbertin y Rigling, 2006). Para estos autores el muérdago podría considerarse como un factor de predisposición (Manion 1981) al estrés inducido por la sequía y la interacción de ambos factores contribuiría a la pérdida de vigor y de crecimiento así como al aumento de la mortalidad de la especie huésped (Tsopelas *et al.* 2004). El interés del estudio de los efectos del muérdago sobre el crecimiento del pino silvestre radica además en la amplia distribución de ambas plantas, hemiparásita y huésped, ya que el pino silvestre es la especie de conífera con distribución más amplia (Richardson y Rundel, 1998) y *V. album* es la especie de muérdago para la que más especies de plantas huésped se han descrito, en concreto al menos 452 especies pertenecientes a 96 géneros (Barney *et al.* 1998).

Para determinar si existe un efecto interactivo del estrés climático y la incidencia del muérdago sobre el crecimiento de los árboles es útil disponer de herramientas retrospectivas para poner en un contexto temporal los cambios de crecimiento. Por ello, los métodos dendrocronológicos son apropiados para evaluar estos cambios en el crecimiento secundario o radial ya que permiten cuantificar cómo varía el crecimiento

en función del clima o del grado de abundancia del muérdago (Schweingruber 1996, Noetzli *et al.* 2004, Shaw *et al.* 2008).

Dado que las bajas temperaturas limitan la distribución del muérdago (Zuber, 2004), algunos autores han sugerido que el aumento de temperaturas asociado al cambio climático reciente (IPCC 2007) podría provocar una expansión altitudinal y latitudinal del muérdago afectando a bosques subalpinos o boreales donde la presencia del muérdago era antes rara (Dobbertin *et al.* 2005). Según Dobbertin *et al.* (2005) el límite de distribución altitudinal superior del muérdago habría ascendido al menos 200 metros con respecto a la distribución pasada de hace unos 100 años. Sin embargo, en bosques sometidos a un estrés hídrico tan severo que limita su crecimiento, como el caso de los bosques mediterráneos de pino silvestre, es esperable que el crecimiento se vea más afectado por el aumento de sequías extremas asociado al aumento de la temperatura y de la variabilidad climática (Frich *et al.* 2002). La Península Ibérica constituye el límite meridional de distribución de varias especies de pinos como el pino silvestre (Richardson y Rundel 1998), por lo que es esperable que las poblaciones más meridionales de dicha especie sean muy susceptibles al estrés climático (Martínez-Vilalta y Piñol 2002, Camarero *et al.*, 2004) y a los efectos negativos del muérdago sobre el crecimiento (Montoya *et al.* 2002).

Para entender la respuesta del crecimiento, tanto primario o longitudinal como secundario o radial, de *P. sylvestris* a la dinámica parasitaria de *V. album* no es suficiente reconstruir el crecimiento radial de la planta huésped sino que es también conveniente combinar esta información con la dinámica espacio-temporal de las poblaciones de muérdago a escala de árbol y con la descripción del patrón espacial del grado de abundancia del muérdago a escala de poblaciones de árboles (Vallauri, 1998). La información cuantitativa acerca de la distribución espacial y la influencia sobre los árboles son especialmente importantes para intentar frenar los procesos de expansión del muérdago que suelen caracterizarse por formar agregados densos de árboles muy infectados debidos a su dispersión por aves (Shaw *et al.* 2000, 2005).

1.2. El muérdago en la Sierra de Gúdar (Teruel).

La sierra de Gúdar (Teruel) es uno de los macizos montañosos con mayor valor natural de Aragón por su biodiversidad y riqueza forestal debidas a la diversidad de ambientes que recoge (Pitarch García 2002). Gran parte del piso oromediterráneo de esta sierra la ocupan bosques de pino silvestre en un rango altitudinal amplio (1000-

2000 m s.n.m.), formando los bosques continuos más meridionales de la especie. Esta sierra ha experimentado una despoblación intensa en los últimos 60 años que ha causado el abandono de muchos campos de cultivo y su posterior colonización por diversas especies de pinos que se encuentran en plena expansión en la zona donde los pinares se han explotado históricamente para madera. Además, la presencia del pino silvestre en el Sistema Ibérico es probable durante el Holoceno (Peñalba, 1994).

En la Sierra de Gúdar existen abundantes bosques de *P. sylvestris* parasitados por muérdago. Las afecciones son frecuentes en masas abiertas de exposición sur (solanas) sobre suelos calcáreos y la mayoría de los árboles afectados suelen ser dominantes y se encuentran a altitudes entre 1.450 y 1.700 m. (Fig. 1.1.).

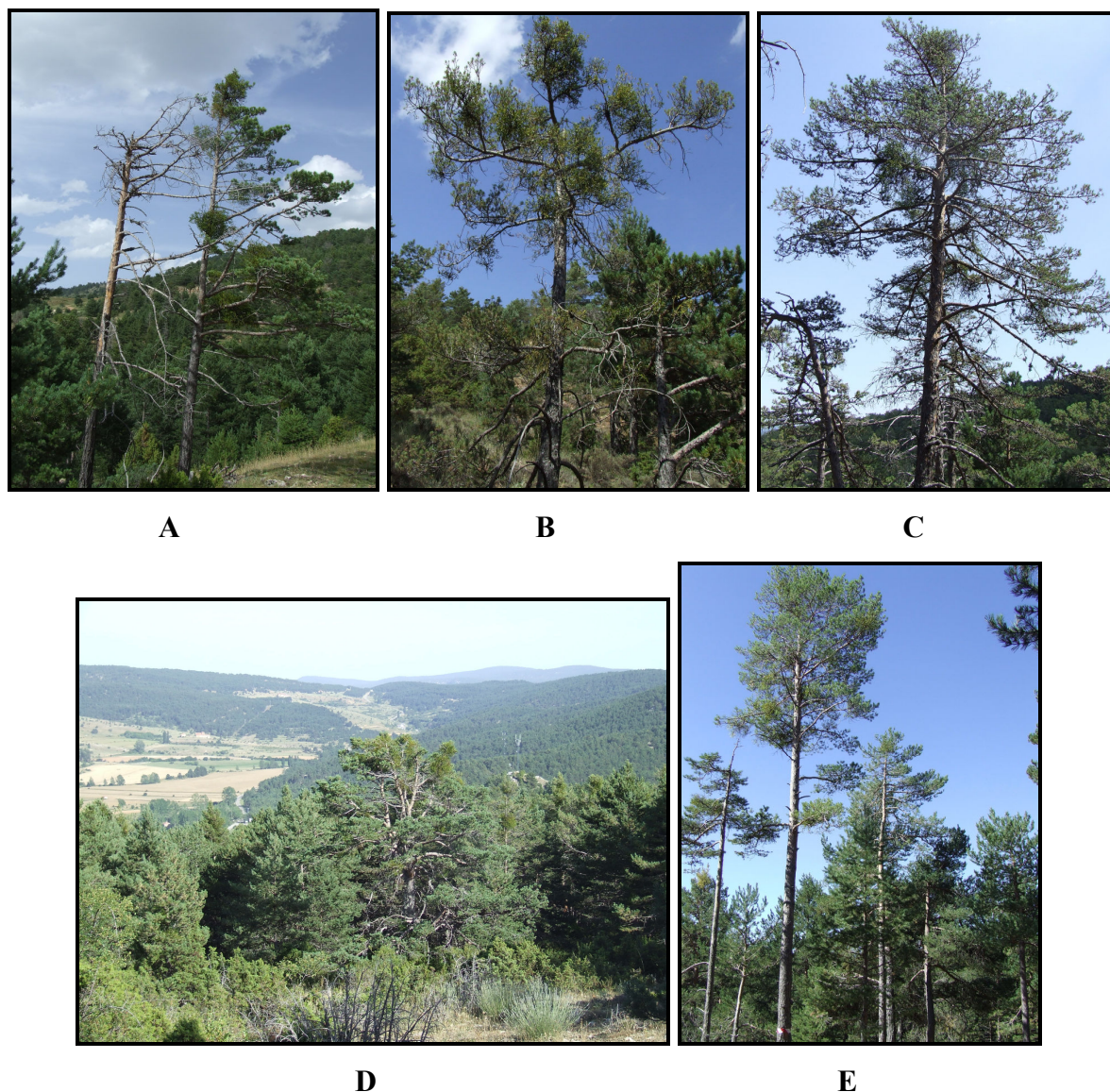


Fig. 1.1. Individuos de *P. sylvestris* con abundantes matas de muérdago en las cinco zonas de muestreo en la Sierra de Gúdar (A., Puerto de Gúdar-zona alta; B., Puerto de Gúdar-zona baja; C., Solano de la Vega-zona alta; D., Solano de la Vega-zona baja y E., Mas de Monegro Alto).

En la zona de estudio, el muérdago aparece en las copas de los árboles formando poblaciones de matas densamente agrupadas, siendo frecuente la presencia de mayas grandes en los ápices de los pies afectados que indican el inicio de la expansión dentro de la copa.

1.3. Objetivos e Hipótesis.

El principal objetivo de este trabajo es aportar datos e información para determinar los efectos del muérdago sobre el crecimiento del pino silvestre en la Sierra de Gúdar, así como estudiar la dinámica espacio-temporal de poblaciones de muérdago a distintas escalas (árbol, parcela). Para llevar a cabo este objetivo principal, se pretenden realizar las siguientes tareas:

- (i) describir el patrón espacial de disposición de los árboles sanos y afectados por muérdago a nivel de parcela en sitios con condiciones ecológicas contrastadas;
- (ii) cuantificar los cambios de crecimiento primario y secundario o radial en distintos sitios y diferentes alturas del tronco (base, 1,3 m y ápice) en función del nivel de abundancia de muérdago, para determinar a partir de qué momento el muérdago provoca efectos negativos sobre el crecimiento del árbol;
- (iii) analizar el patrón espacial tridimensional y las características de las matas de muérdago (edad, tamaño) en árboles con elevada densidad de matas de muérdago;
- (iv) evaluar cómo interaccionan el estrés climático debido a las sequías y el grado de infección del muérdago sobre el crecimiento secundario del pino silvestre cuantificando la respuesta del crecimiento al clima en árboles con distintos grados de infección.

La hipótesis principal de este estudio es que el muérdago puede actuar como un factor de predisposición frente al decaimiento posteriormente inducido por sequías contribuyendo la interacción de ambos factores a un declive de crecimiento y una pérdida de vigor. El efecto negativo del muérdago y de las sequías sobre el crecimiento será dependiente del tamaño poblacional y de la dinámica espacio-temporal de las matas de muérdago a nivel de árbol así como de la severidad del estrés climático y de las condiciones locales de cada bosque.

2. METODOLOGÍA

2.1. Especies de estudio

La subespecie de muérdago que afecta al pino silvestre es *Viscum album* ssp. *austriacum* (Wiesb.) Vollmann y su distribución abarca gran parte de Europa (Fig 2.1.). Las bajas temperaturas son el factor limitante en su distribución latitudinal y altitudinal (Zuber 2004). El muérdago es una planta dioica que se reproduce predominantemente de forma sexual y su polinización se realiza a través de insectos y vientos. La expansión de la especie se produce principalmente por la acción de su vector dispersante, que mayoritariamente son pájaros del género *Turdus* (zorzales) y otras especies como córvidos (urraca, arrendajo). Los frutos del muérdago sirven como alimento para las aves durante los meses de invierno, siendo expulsados en las heces y germinando en el exterior anclándose en la superficie del huésped. Posteriormente la planta emitirá un tallo aéreo exterior (Fig. 2.2.), se establece y se desarrolla de forma dicotómica bifurcándose anualmente en dos ramillas a partir de cada yema (Zuber, 2004). El muérdago se inserta en planta huésped mediante haustorios por los que circulan los carbohidratos, nutrientes y agua entre la planta hemiparásita y huésped.

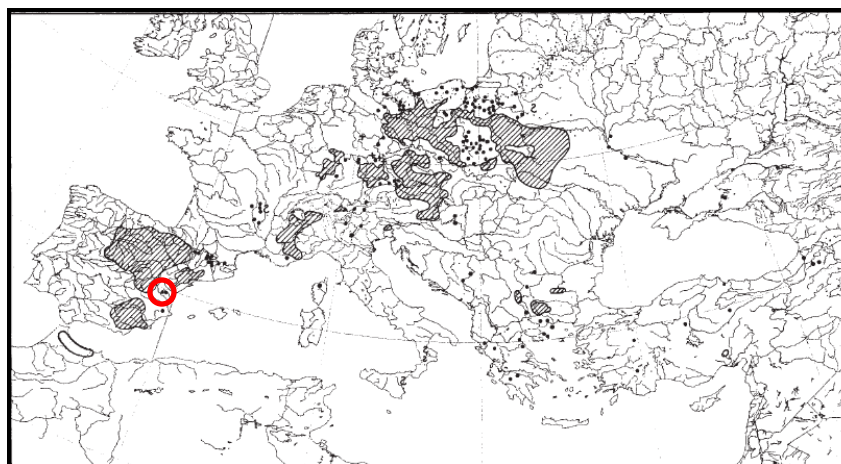


Figura 2.1. Distribución de *Viscum album* ssp. *austriacum* en Europa y zona de estudio (círculo). Modificado de Zuber (2004).

Teniendo en cuenta el patrón de desarrollo mencionado, la edad de las matas puede estimarse fácilmente en el campo considerando el número de verticilos o internodos anuales de la mata y el hecho de que el primer internodo surge el segundo año de crecimiento (Zuber 2004). Esta estima de edad debe ser similar a la que podría obtenerse contando el número de anillos de crecimiento en la rama o tronco del pino

afectado a partir de los cuales existen haustorios. Finalmente, debe tenerse en cuenta que no se ha determinado la existencia de anillos de crecimiento anuales conspicuos en el muérdago (Fig. 2.3.).



Figura 2.2. Germinación de *Viscum album subsp austriacum* sobre una rama de *Pinus sylvestris*

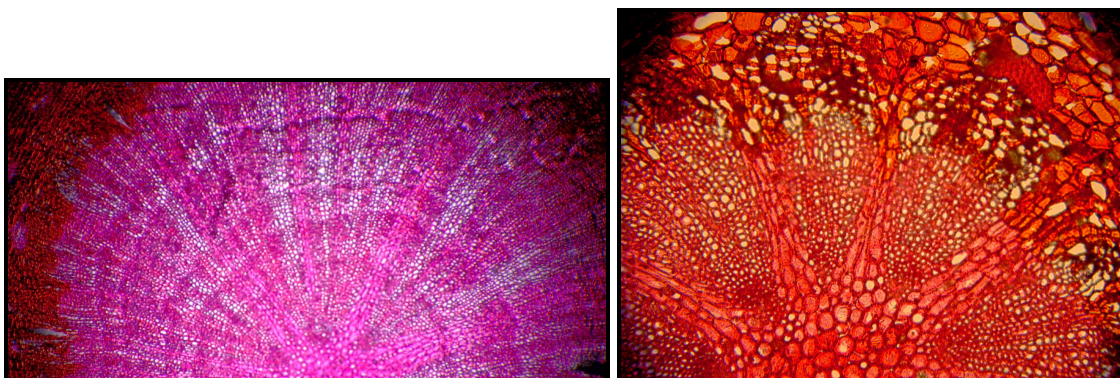


Figura 2.3. Cortes histológicos de tallo de muérdago a 4 (izquierda) y 10 aumentos (derecha). Pese a distinguirse bandas de crecimiento no se aprecian anillos anuales.

El pino albar o silvestre (*Pinus sylvestris* L.) es la especie de pino con mayor distribución mundial alcanzando los límites norte y sur de su área de distribución en los bosques boreales de Escandinavia y en bosques del piso oromediterráneo del SE de la Península Ibérica (Fig. 2.4.). Su amplia distribución latitudinal también se corresponde con un amplio rango altitudinal (0-2440 m). El pino albar aparece en áreas de clima continental con precipitación anual desde 200 hasta 1800 mm. Las poblaciones del este de Siberia soportan temperaturas mínimas invernales de hasta -64 °C en zonas con el subsuelo permanentemente congelado (Richardson y Rundel 1998). En Europa, el pino silvestre crece sobre diversos tipos de suelos desde sustratos antiguos silíceos del paleozoico hasta depósitos glaciales recientes, aunque el mayor crecimiento se observa

sobre suelos bien drenados con arenas y gravas cuyo pH oscila entre 4,5 y 6,0 y que están situados en laderas más o menos pronunciadas (Ceballos y Ruiz de la Torre 1979).

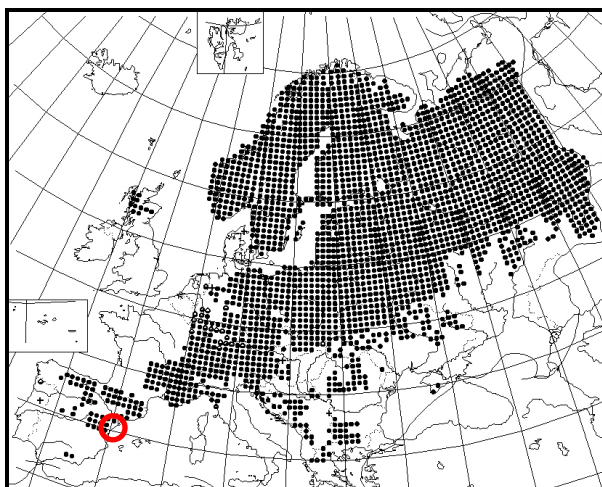


Figura 2.4. Distribución de *Pinus sylvestris* en Europa indicando la zona de estudio (círculo).

2.2. Zonas de muestreo.

Se establecieron cinco parcelas de muestreo con condiciones topográficas (altitud, pendiente), ecológicas (densidad, área basimétrica), y de vigor (defoliación) y grado de abundancia de muérdago contrastadas. Las parcelas se encuentran en el Sistema Ibérico turolense (Tabla 2.1) dentro del término municipal de Alcalá de la Selva (Comarca de Gúdar-Javalambre; Fig. 2.5). Dos de ellas se localizan en la zona del Solano de la Vega (parcelas SA y SB; Fig. 2.6) y otras dos están cerca del Puerto de Gúdar (parcelas PA y PB; Fig. 2.7), y la última zona de estudio está en el paraje conocido como el Mas de Monegro Alto (parcela C). En las cuatro primeras zonas de muestreo se estableció una parcela de 30 x 30 m para poder obtener un número suficiente de árboles por sitio ($n > 30$) y analizar su estructura y patrón espacial. También se realizó un muestreo adicional de árboles sanos y muy infectados por muérdago, situados fuera de la parcela pero próximos a ella, para completar los datos dendrocronológicos. En el quinto de los sitios de muestreo se obtuvieron estimas de crecimiento primario de los ápices y rodajas basales, a 1,3 m y del ápice de árboles sin presencia muérdago ($n = 20$) y árboles con abundante muérdago ($n = 20$) seleccionados aleatoriamente dentro de un área aproximada de 0,5 ha. También se realizó un estudio detallado a escala árbol de la población de matas de muérdago en cuatro pies de esta quinta zona. La comunidad dominante en la zona de estudio son pinares de *P. sylvestris* mezclados con sabina rastrera (*Juniperus sabina* L.), enebro (*Juniperus communis* L.) y

otras especies leñosas (*Berberis vulgaris* L., *Genista scorpius* L., *Helleborus foetidus* L., *Lavandula spp.*, *Eryngium campestre* L.) propias de sustratos calcáreos (Pitarch García, 2002).

**A****B****C****D****E**

Figura 2.5. Fotografías de las cinco zonas de muestreo. **A.** Solano de la Vega, zona Alta (SA). **B.** Solano de la Vega, zona Baja (SB). **C.** Puerto de Gúdar, zona Alta (PA). **D.** Puerto de Gúdar, zona Baja (PB). **E.** Mas del Monegro Alto (C).

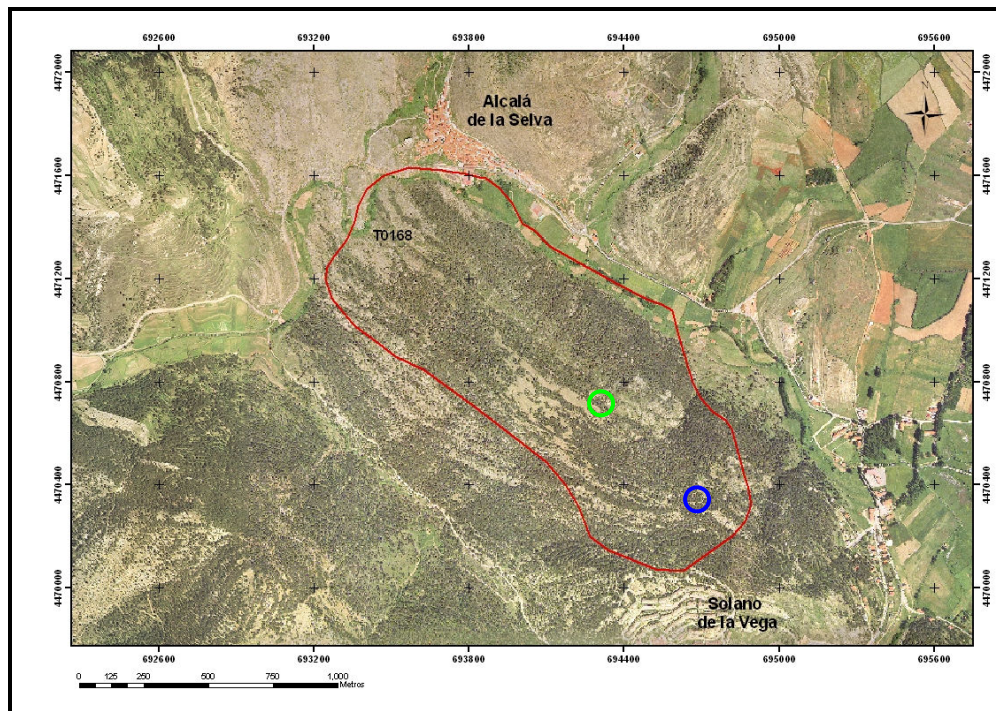


Figura 2.6. Situación geográfica de las zonas de muestreo de Solano de la Vega, zonas alta (SA, círculo verde) y baja (SB, círculo azul). La línea roja delimita el Monte de Utilidad Pública.

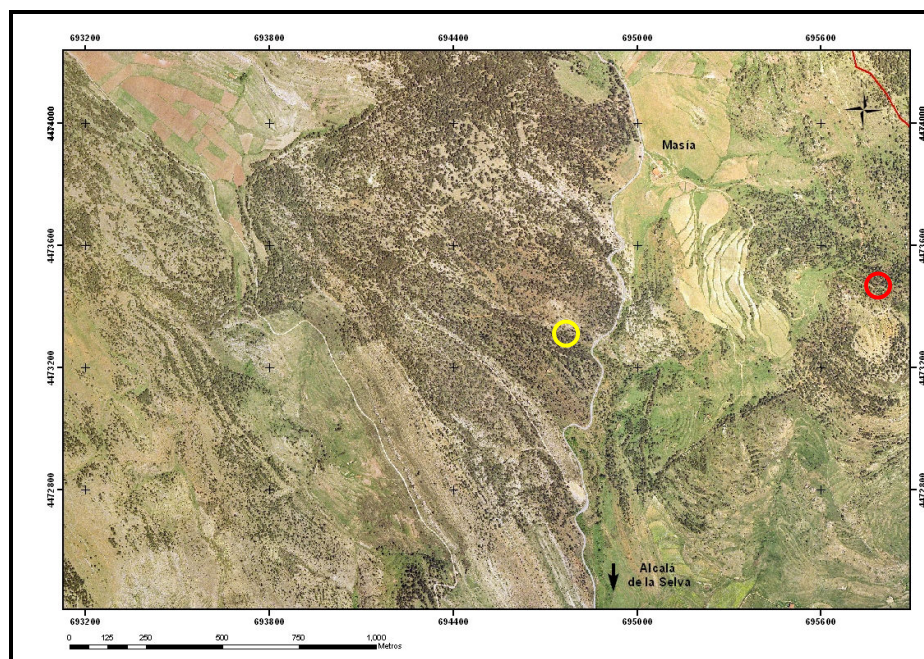


Figura 2.7. Situación geográfica de las zonas de muestreo del Puerto de Gúdar zonas alta (PA, círculo rojo) y baja (PB, círculo amarillo).

Todas las zonas de estudio se encuentran en el piso oromediterráneo y reciben precipitaciones medias anuales entre 600 y 700 mm que correspondería a un ombroclima subhúmedo (Peña Monné *et al.* 2002), siendo los meses más secos julio,

diciembre y enero y los más lluviosos mayo y octubre. Estas precipitaciones pueden ser en forma de nieve desde noviembre hasta abril. Respecto a las temperaturas, los meses en los cuales se registran los valores máximos son junio y agosto con medias en torno a 23 °C y con máximas absolutas de hasta 35 °C. Los meses más fríos son diciembre y enero con temperaturas medias de hasta -5 °C y con valores de mínimos absolutos que pueden alcanzar hasta -25 °C. Las heladas son frecuentes desde octubre hasta abril.

Tabla 2.1. Características de las áreas de muestreo.

Sitio (código)	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (m)	Orientación	Pendiente (°)
Solano de la Vega zona Alta (SA)	40° 23' 15''	0° 41' 38''	1580	SE	19
Solano de la Vega zona Baja (SB)	40° 23' 13''	0° 42' 17''	1520	SE	13
Puerto de Gúdar zona Alta (PA)	40° 21' 46''	0° 42' 41''	1660	SO	0
Puerto de Gúdar zona Baja (PB)	40° 21' 37''	0° 42' 26''	1500	SE	0
Corta-Mas de Monegro Alto (C)	40° 22' 26''	0° 40' 14''	1585	S	0

Respecto al tipo de suelo, en todas las zonas de muestreo encontramos un suelo poco profundo con una pedregosidad media-alta de origen calcáreo, como consecuencia de la meteorización por procesos físicos y procesos químicos.

2.3. Muestreo de campo.

El muestreo de campo se llevó a cabo entre los meses de julio y septiembre de 2008. Se midieron y anotaron las siguientes variables en todos los individuos de *P. sylvestris* situados dentro de cada una de las cuatro parcelas de estudio intensivo (SA, SB, PA y PB) para caracterizar su estructuras y patrón espacial: coordenadas espaciales relativas teniendo en cuenta los ejes cartesianos de cada parcela que eran perpendicular (coordenada “x”) o paralelo a la máxima pendiente (coordenada “y”), diámetro a la altura del pecho (Dbh), altura total, altura de la copa viva, diámetro de la copa viva del árbol, estatus competitivo del árbol (dominante, codominante, suprimido), grado de defoliación, abundancia de muérdago según una variación de la escala semicuantitativa de Hawksworth (1977). Se anotaron las plantas dominantes en el sotobosque y la presencia de tocones y regeneración de pino en cada parcela. En las cuatro parcelas sólo se muestrearon pies con Dbh > 15 cm. En el muestreo dendrocronológico adicional de árboles cercanos a las parcelas, pero situados fuera de ellas, se recogieron las mismas variables antes citadas exceptuando las coordenadas espaciales.

Para la toma de las coordenadas relativas de cada árbol dentro de las parcelas se delimitaron sus esquinas mediante estacas y posteriormente se unieron mediante

cordeles realizándose las mediciones posteriores con cinta métrica. Las alturas totales y de la copa viva se estimaron usando un clinómetro Blume-Leiss. El diámetro horizontal de la copa se midió mediante cinta métrica, proyectando los límites de la copa sobre el suelo a lo largo de los dos ejes de la parcela. La frondosidad se estimó, siempre por el mismo observador, respecto a un árbol con el 100 % de follaje. La abundancia de muérdago se valoró mediante una variación de la escala semi-cuantitativa de Hawksworth (EH) que, aunque con claras limitaciones, permite una evaluación fácil en el campo del grado de abundancia de muérdago (Fig. 2.8.). Esta escala divide la copa viva del árbol en tres secciones verticales iguales y a cada una de ellas les asigna un valor de 0 a 2 en función de la mayor o menor presencia de muérdago (0, ausencia; 1, infección leve; 2, infección fuerte). Posteriormente el valor EH se obtiene como la suma del valor observado de los tres tercios, resultando una escala cuyo rango va de 0 a 6 (Hawksworth 1977, Muir y Moody 2002). Finalmente se realizó una modificación de dicha escala y se agruparon los valores iniciales en 3 clases: clase EH1 (EH = 0-2), clase EH2 (EH = 3-4) y clase EH3 (EH = 5-6).

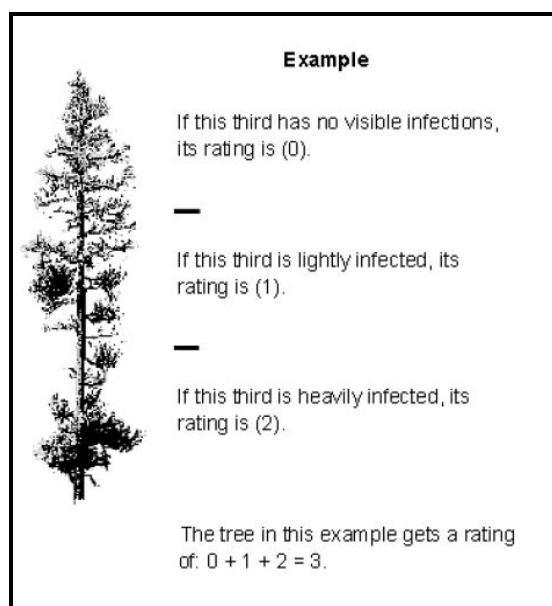


Figura 2.8. Ejemplo de aplicación de la escala de Hawksworth para un valor de EH = 3.

En la quinta zona de muestreo (C) se estimó el crecimiento primario de los ápices midiendo la distancia de los 15 últimos internodos anuales de crecimiento (periodo 1994-2008). También se recogieron rodajas basales, del ápice y testigos radiales a 1,3 m (“cores”) de pies sanos y con gran presencia de muérdago para evaluar los efectos del muérdago sobre el crecimiento a distintas alturas del árbol. Finalmente se

recopilaron datos poblacionales del muérdago en cuatro pies muy afectados de esta zona (Fig. 2.9.).



Figura 2.9. Fotografías de los cuatro pies (1-4) muy afectados donde se analizaron a escala de árbol las características y disposición de las matas de muérdago.

En cada uno de estos pies se estimaron las coordenadas espaciales relativas (x , y , z) de cada una de las matas de muérdago, su edad y el diámetro de la mata. Las coordenadas se obtuvieron mediante la medición de la altura desde la base del árbol (coordenada y), la distancia al tronco principal del árbol (coordenada x) y el ángulo con respecto al norte (coordenada z). La edad de las matas se estimó contando el número de verticilos o internodos de la mata y sumando un año más ya que el primer internodo

surge el segundo año (Fig. 2.10.). Por último se midió el diámetro basal de la mata correspondiente al segundo año de crecimiento de la mata. Cabe destacar el gran número de matas presentes en un solo árbol muy infectado, contándose hasta un máximo de 826 matas por árbol.

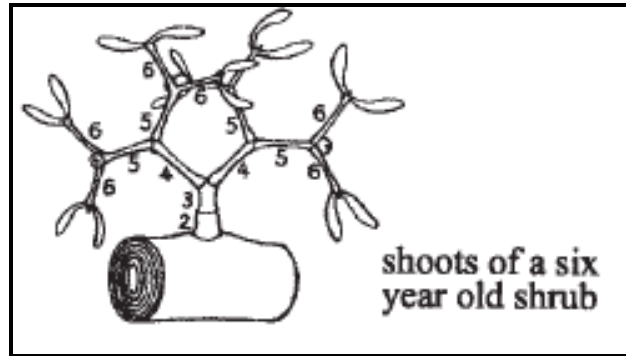


Figura 2.10. Mata de muérdago de seis años de edad.

Para el estudio dendroecológico, se extrajeron testigos cilíndricos de madera en dirección radial (“core”, Fig. 2.11., Tabla 2.2.). La extracción de los testigos se realizaba a 1,3 m de altura mediante barrena Pressler en árboles con Dbh superior a 15 cm. Se extraían al menos dos testigos radiales por árbol en la dirección perpendicular a la máxima pendiente para evitar la presencia de madera de reacción.

Tabla 2.2. Número de testigos radiales muestreados según el grado de abundancia de muérdago (EH) en cada árbol y sitio. Abreviaturas como en la tabla 2.1.

EH	SA	SB	PA	PB	C
1	52	86	58	49	40
2	26	18	54	19	16
3	27	38	46	45	24
TOTAL	105	142	158	113	80



Figura 2.11. Foto de un testigo radial de madera (“core”).

En el campo, se estimó el porcentaje de albura del xilema una vez extraído el testigo y teniendo en cuenta el diámetro del tronco. La longitud de la albura se midió visualmente mediante una regla ya que se distingue fácilmente, por ser la zona más húmeda y clara o menos opaca, observando el testigo a la luz. Se calculó el porcentaje de área del xilema ocupado por la albura.

La competencia puede actuar a largo plazo como un factor clave de predisposición del decaimiento dando lugar a un declive en el crecimiento (Bigler y Bugmann 2003). Existen múltiples índices de competencia que tienen en cuenta el número, el tamaño y la disposición espacial de los árboles vecinos. En este trabajo se calculó un índice sencillo (IC) basado en el propuesto por Daniels (1976) en el que la competencia para cada árbol situado dentro de cada parcela se estimó obteniendo el promedio de la relación entre el Dbh del árbol focal (DBH_i) y el Dbh de cada uno de los árboles vecinos (DBH_j), que fueron aquellos situados en un círculo con un radio de 5 m, valor próximo al diámetro horizontal medio de las copas. Todos los pies cuyo radio de 5 m solapaban con los límites de la parcela se excluyeron del cálculo del índice.

2.4. Métodos dendrocronológicos.

Se secaron los testigos de madera en el laboratorio a temperatura ambiente y se pegaron en guías de madera con cola blanca de forma que las traqueidas se dispusieran en posición lo más vertical posible. Para la correcta visualización de los anillos se emplearon dos sistemas, unos testigos se lijaron con lijas de grano sucesivamente más finas y a otros se les cortó pequeñas láminas mediante un microtomo de “cores” (Micromo G.S.L.1, WSL, Zurich, Suiza) hasta que se distinguían los anillos.

La datación cruzada o sincronización (“cross-dating”) es el proceso más laborioso e importante en dendrocronología (Stokes y Smiley 1968, Yamaguchi 1991). La datación cruzada consiste en la sincronización de muestras de madera de distintos individuos de la misma especie y zona mediante el reconocimiento de las secuencias características de crecimiento radial. En general, se requiere muestrear un mínimo de 12-15 individuos por sitio tomando al menos dos muestras radiales por individuo (Fritts 1976). Se establecen así anillos característicos que suelen aparecer en la mayoría de las muestras en el mismo año y sirven así para datarlas. Por ejemplo, los anillos de los años 1967, 1994 y 2005 eran estrechos en la mayoría de los árboles muestreados mientras que el anillo del año 1975 solía presentar madera tardía estrecha. La datación cruzada permite asignar un año a cada anillo con precisión y evitar los problemas derivados de

la existencia de anillos falsos, dobles o de anillos “perdidos” generados por el crecimiento secundario incompleto o irregular en todo el perímetro del tronco.

El siguiente proceso es la medición de la anchura de los anillos de las muestras de madera. Para dicha medición se empleó una lupa binocular (Leica MZ 125) y un medidor semiautomático LINTAB-TSAP (Frank Rinn, Heidelberg, Alemania) y se midieron los anillos con una resolución de 0,01 mm. Una vez realizadas las medidas, la datación visual inicial fue evaluada mediante el programa COFECHA (Holmes 1983), que permite relacionar las distintas muestras a distintos intervalos de tiempo y encuentra las dataciones con mayor correlación entre muestras.

Para cuantificar y estudiar las diferencias en el crecimiento radial de los árboles con una diferente abundancia de muérdago se realizaron diversos análisis. Primero, se calculó el incremento anual de área basimétrica (BAI) para cada árbol:

$$BAI = \pi(R_t^2 - R_{t-1}^2) \quad (1)$$

donde R es el radio del árbol y t es el año de formación del anillo de crecimiento. Se obtuvo el promedio del BAI de los árboles según la escala de abundancia de muérdago en cada zona de muestreo. El BAI es una variable que no presenta los problemas de tendencia decreciente de la anchura del anillo al aumentar el tamaño y la edad del árbol y es además una variable con significado funcional más claro que la anchura del anillo ya que suele relacionarse con el área transpirante y fotosintética del árbol así como con su vigor (Duchesne *et al.* 2002). Es esperable que árboles con abundantes matas de muérdago muestren tendencias decrecientes de BAI en su madurez. A la hora de comparar grupos de árboles según su nivel de abundancia de muérdago se consideró el valor medio de BAI para el periodo 1995-2008 cuando el tamaño de muestra (número de árboles con datos de crecimiento) era máximo y constante, porque se consideró que en este periodo ya se apreciarían los efectos negativos del muérdago sobre el crecimiento. También se calculó el cociente entre el BAI y el área basal para eliminar en parte el efecto del tamaño del árbol sobre el BAI. Segundo, se estimó la reducción de crecimiento radial (RC) siguiendo el método propuesto por Nowacki y Abrams (1997). Estos autores calcularon las diferencias relativas entre el crecimiento radial medio para periodos secuenciales de 10 años lo que permitiría detectar cambios de crecimiento (%) en escalas temporales medias. En este trabajo se usaron sin embargo periodos secuenciales de 3 años para retener y comparar los cambios relativos de crecimiento a escalas temporales más cortas que pueden ser las más relevantes para evaluar los efectos del de muérdago:

$$RC = [(M1 - M2) / M2] \times 100 \quad (2)$$

donde M1 y M2 corresponden a los valores medios de crecimiento radial de los periodos de 3 años previo (p. ej., 1999-2001) y posterior (p. ej., 2002-2004), respectivamente. Un valor positivo y elevado de este índice indica una mayor reducción de crecimiento radial. Se calcularon los valores de reducción de crecimiento medio anual para cada zona de muestreo y tipo de árboles según la abundancia de muérdago. Tercero, para detectar si los cambios de crecimiento podían estar afectados por cambios históricos en el uso de los bosque estudiados, como talas, se estimaron los cambios de crecimiento positivos (CP), mediante el recuento del número de árboles con crecimientos positivos superiores al 75 %, ya que esta variable es un buen indicador de la presencia de talas en el periodo de estudio:

$$CP = [(M2 - M1) / M1] \times 100 \quad (3)$$

donde M1 y M2 corresponden a los valores medios de crecimiento radial de los periodos de 3 años previo.

Finalmente, para relacionar las series brutas de crecimiento radial (anchura del anillo) con variables climáticas deben convertirse en cronologías estandarizadas de índices de crecimiento radial mediante ajustes lineales y exponenciales y usando funciones polinómicas tipo “spline” (Cook y Peters 1981). Las funciones “spline” son polinomios de distinto grado que siguen la serie de crecimiento según la frecuencia seleccionada. El valor de anchura medido se divide por el valor de la función ajustada para obtener un índice anual de crecimiento radial. Dado que ese trabajo busca estudiar la relación entre crecimiento y clima a escalas temporales cortas (1-10 años), se extrajo la variabilidad de baja y media frecuencia de los datos brutos mediante ajustes exponenciales negativos y funciones “spline” de 30 años para así retener gran parte de la variabilidad de alta frecuencia. Dado que los índices de crecimiento radial suelen mostrar autocorrelación temporal (Monserud, 1986), se filtraron de nuevo las series de índices con modelos autoregresivos de orden 1 para obtener así las series residuales (sin autocorrelación) para cada testigo que fueron promediadas mediante medias robustas ponderadas para obtener una cronología final para cada zona de muestreo y para cada tipo de árboles según la escala de abundancia de muérdago. Para estudiar la relación entre crecimiento y clima, se retuvo sólo el periodo de la cronología con mayor tamaño de muestra. Las cronologías de índices residuales se calcularon con el programa ARSTAN (Cook 1985).

2.5. Relaciones entre crecimiento y clima.

Las relaciones entre crecimiento radial y clima se cuantificaron usando por un lado las cronologías residuales de índices de crecimiento y, por otro, series medias climáticas regionales de temperatura media y precipitación total. Las series climáticas regionales se construyeron a partir de los datos meteorológicos de las estaciones próximas al área de estudio (Tabla 2.3.; Figs. 2.12. y 2.13.). La media regional climática se construyó usando la subrutina MET dentro del paquete de programas “*Dendrochronology Program Library*” (Wigley *et al.* 1984, Holmes 1994). La homogeneidad de los datos climáticos usados se evaluó utilizando la subrutina HOM del citado paquete de programas.

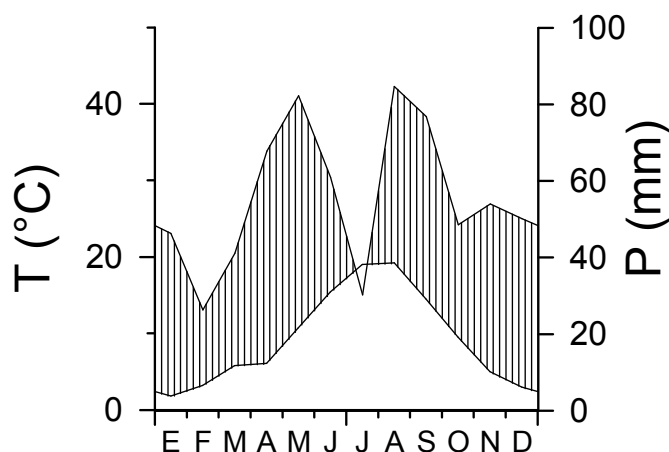


Figura 2.12. Climodiagrama de Alcalá de la Selva (40° 22' 20'' N, 0° 43' 17'' W, 1400 m, Teruel) para el periodo 1949-2007.

La relación crecimiento-clima se cuantificó usando funciones de correlación, basadas en coeficientes de correlación de Pearson entre los índices de crecimiento y los datos climáticos mensuales para la serie de años disponible (Fritts, 1976). El crecimiento radial suele estar relacionado con el clima del año anterior al de formación del anillo, por lo que la ventana de correlación clima-crecimiento incluyó desde agosto del año anterior al crecimiento hasta octubre del año de formación del anillo. Se utilizaron los siguientes datos climáticos mensuales: precipitación total y temperatura media. Los coeficientes de correlación y de respuesta se calcularon usando el programa DendroClim 2002 (Biondi y Waikul 2004). La significación de los coeficientes de correlación calculados se estimó comparándolos con los coeficientes obtenidos en 999 conjuntos de datos a partir de la aleatorización con reemplazamiento (“*bootstrapping*”)

de los datos originales (Guiot 1990). Una vez determinadas las variables climáticas mensuales que más influían sobre el crecimiento radial (p. ej. la precipitación primaveral), se compararon los coeficientes de correlación clima-crecimiento entre árboles clasificados según su abundancia de muérdago.

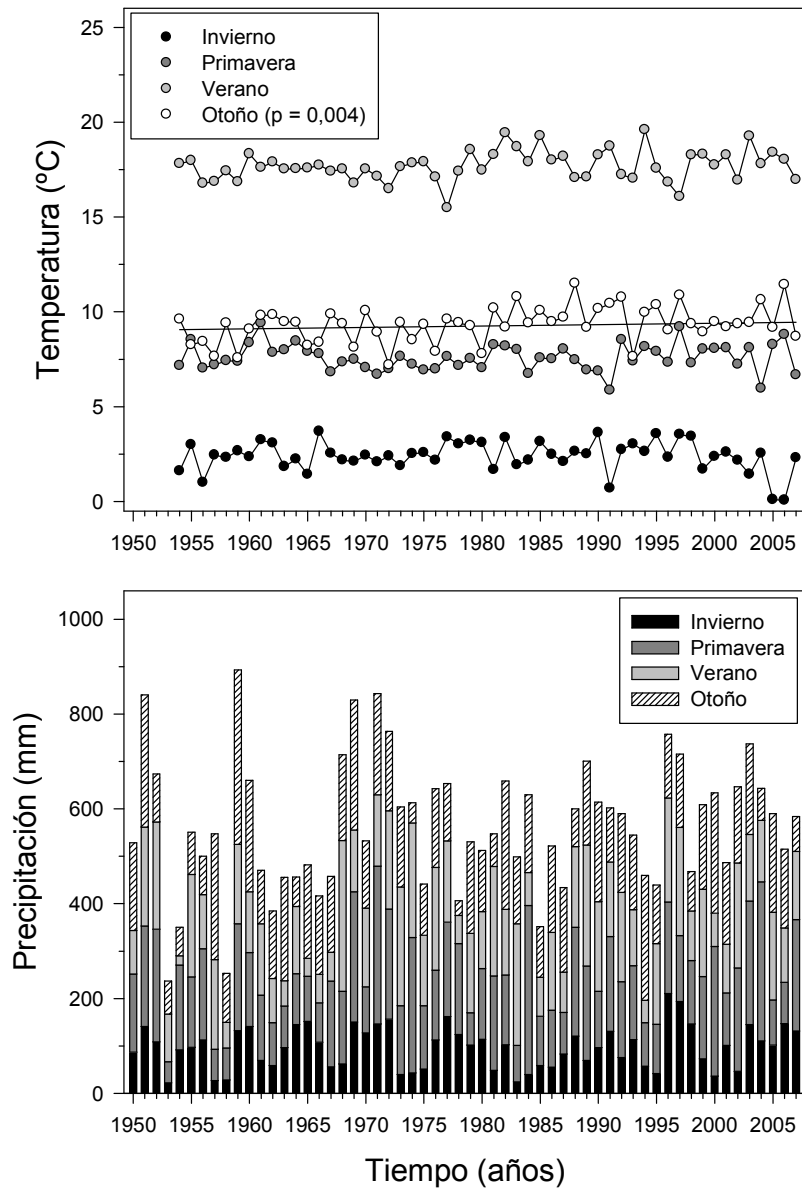


Figura 2.13. Series climáticas regionales estacionales de temperatura media y precipitación total. La temperatura media de otoño muestra un aumento significativo ($p = 0,004$) en el área de estudio durante los últimos 50 años.

Tabla 2.3. Características de las estaciones meteorológicas (datos medios anuales) utilizadas para obtener la media climática regional del área de estudio.

Estación	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (m)	Datos de precipitación	Precipitación (mm)	Datos de temperatura	Temperatura (°C)
Alcalá de la Selva	40° 22' 20''	0° 43' 17''	1404	1949-2007	646	—	—
A. de la Selva “Solano de la Vega”	40° 21' 30''	0° 41' 57''	1400	1988-2007	578	1988-2007	9,6
Villarroya de los Pinares	41° 31' 00''	0° 41' 00''	1320	1990-2007	512	1990-2007	9,2

2.6. Análisis estadísticos.

Se obtuvieron los valores medios de distintas variables estructurales y ambientales para cada zona de muestreo y grado de infección según la escala modificada de Hawksworth (Dbh, abundancia de muérdago, altura, altura de la copa, diámetro de la copa, frondosidad, índice de competencia, área de albura, BAI medio entre los años 1995-2008 y relación BAI/Área basal). Se realizó una comparación de valores medios entre zonas de muestreo y clases daños para detectar si existían diferencias significativas entre estos grupos. Este análisis se realizó mediante ANOVAs de un factor (sitio o escala de daños) en el caso de variables cuantitativas que siguieran distribuciones normales una vez transformadas y cumplieran la prueba de homogeneidad de varianzas. En el caso de variables que no cumplieran estos supuestos se ha usado el test H de Kruskal-Wallis. Las comparaciones a posteriori de las medias se realizaron mediante los tests S-N-K (asumiendo varianzas iguales) y de T2 de Tamhane (no asumiendo varianzas iguales) en el caso de los análisis paramétricos o bien usando el test no paramétrico de la U de Mann-Whitney (Sokal y Rohlf 1995).

Por otra parte se cuantificó la relación existente entre las distintas variables estructurales y ambientales y el crecimiento radial mediante correlaciones de Pearson (r) o de Spearman (r_s), en función de que las variables sean cuantitativas y sigan una distribución normal o sean semicuantitativas, respectivamente. Se ha prestado especial atención a las relaciones entre las variables asociadas con el vigor de los pies como la defoliación y las demás variables estructurales. Todos los análisis estadísticos mencionados hasta aquí se realizaron con el programa SPSS 15.0. (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

Finalmente, para comparar el efecto de la abundancia de muérdago, del sitio y de

la variabilidad temporal sobre el crecimiento se utilizaron modelos lineares mixtos ya que permiten tener en cuenta el efecto sobre el crecimiento de factores fijos de interés (tiempo, abundancia de muérdago) y factores aleatorios no controlados por el investigador (sitio, árbol) (Budhathoki *et al.* 2008). Por un lado se compararon los datos de crecimiento primario (longitud de internodos apicales) y secundario (diámetro de internodos apicales) entre grupos de árboles en la parcela (C) con muestras de madera basales y apicales según la escala de abundancia de muérdago (EH) y entre parcelas y años (periodo 1990-2008). Por otro lado, se compararon los datos de crecimiento secundario (incremento de área basimétrica) del mismo periodo, ya que en este intervalo de tiempo el número de árboles muestreados era máximo y más o menos constante, considerando las cuatro parcelas con muestras dendrocronológicas a 1,3 m (SA, SB, PA y PB). Estos análisis se realizaron usando datos transformados mediante logaritmos, para obtener distribuciones similares a la normal. Se evaluaron si existían diferencias *a posteriori* entre parejas de clases de abundancia de muérdago, sitios y años mediante tests HSD de Tukey. Para calcular los modelos lineares mixtos se usó el programa JMP 6.0 (SAS Institute Inc., Carry, NC, USA).

2.7. Análisis espaciales.

Se han realizado tres tipos de análisis espaciales para: (i) determinar si las matas de cada árbol y los árboles dentro de la parcela mostraban un patrón espacial agregado, aleatorio o regular ya fuera en dos (árboles) o en tres dimensiones (matas) mediante análisis del patrón de puntos (funciones $K(t)$ de Ripley y $G(t)$), (ii) describir si existía algún patrón espacial de variables asociadas a la edad de las matas dentro de cada árbol mediante análisis del patrón de superficies (correlogramas basados en la I de Moran) y (iii) cuantificar si había correlación espacialmente corregida entre las distintas variables medidas para cada árbol dentro de cada parcela (correlación espacialmente corregida).

Análisis del patrón de los árboles mediante la función $K(t)$ de Ripley

Si un grupo de puntos se distribuye de forma aleatoria en el espacio con densidad λ , el número esperado de puntos en un círculo de radio t es $\lambda\pi t^2$. La desviación respecto a la aleatoriedad puede cuantificarse mediante la función $K(t)$ de Ripley la cual refleja el tipo, intensidad y rango del patrón espacial mediante el análisis de las distancias existentes entre todos los puntos (Diggle 2003). Para parcelas rectangulares $K(t)$ se define como:

$$K(t) = n^{-2} A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}^{-1} I_{ij}(t) \quad (4)$$

para $i \neq j$, donde n es el número de puntos en la muestra, A es el área de la parcela en m^2 , w_{ij} es el factor de corrección del efecto de borde y $I_{ij}(t) = \begin{cases} 1 & \text{si } t_{ij} \leq t \\ 0 & \text{si } t_{ij} > t \end{cases}$, siendo t_{ij}

la distancia existente entre los puntos i y j . La función $K(t)$ suele compararse con una función $K(t)$ de un patrón de referencia aleatorio (distribución de Poisson). En el caso de un patrón aleatorio $K(t) = \pi t^2$ y en el caso de patrones agregados o uniformes se obtienen valores de $K(t)$ superiores o inferiores a πt^2 para la escala espacial (t) considerada. En este trabajo los patrones espaciales se analizaron considerando 15 intervalos de 1 m. Para evaluar la intensidad de cada patrón analizado se obtuvo un índice global de bondad de ajuste (GoF) y su probabilidad asociada (p) (Diggle 2003).

Del mismo modo que se puede analizar el patrón univariante de un tipo de puntos mediante la función $K_i(t)$ también puede describirse el patrón bivariante de dos tipos de puntos mediante la función $K_{ij}(t)$ para evaluar si existe una interacción espacial entre ambos grupos de puntos (atracción, repulsión o ausencia de relación) (Møller y Waagepetersen 2003). Para cada sitio de estudio se realizaron análisis espaciales considerando las posiciones de los árboles sin muérdago o con pocas matas (EH = 1) respecto a la posición de los árboles con abundante muérdago (EH = 2-3) para cada clase de árboles con al menos 8 individuos. En el caso de los patrones univariantes y bivariantes las hipótesis de aleatoriedad o ausencia de relación espacial (mediante marcado aleatorio) fueron contrastada mediante 999 simulaciones de Monte Carlo de los datos originales y el nivel de significación se consideró $p = 0,05$. Estos análisis se han llevado a cabo usando el programa *Programita* (Wiegand y Moloney 2004).

Análisis del patrón de las matas mediante la función $G(t)$

Para describir el patrón espacial tridimensional de las matas a escala de árbol se utilizó la función $G(t)$ que compara la distribución acumulada de distancias de cada punto al vecino más próximo respecto a un patrón de Poisson homogéneo (Diggle 2003):

$$G(t) = 1 - e^{-\lambda \pi t^2} \quad (5)$$

siendo t la distancia desde un punto cualquiera del patrón hasta el punto más cercano y λ la intensidad (número esperado de puntos por unidad de área). En general valores de

$G(t)$ mayores que los obtenidos para un proceso aleatorio (Poisson) indican agregación espacial (distancias al vecino más cortas que las esperadas al azar). Se analizó el patrón espacial tridimensional de las matas de muérdago en tres árboles seleccionados con abundantes matas para distancias entre 0 y 0,7 m mediante el programa *Spatial Analysis 3D* considerando un volumen igual a un cubo que comprendiera toda la copa del árbol (Eglen *et al.*, 2008). Se comparó el patrón espacial de los datos con el esperado por un proceso aleatorio (Poisson) y con los patrones generados por 99 simulaciones de Monte Carlo de los datos originales que permiten estimar un intervalo de confianza.

Análisis del patrón de edades de las matas mediante correlogramas de Moran

Se evaluó el patrón espacial de la edad de las matas de muérdago dentro de la copa de pinos con abundantes matas mediante correlogramas espaciales. Primero, se convirtieron las posiciones originales tridimensionales en un posiciones bidimensionales consideraron sólo las coordenadas horizontal (distancia al tronco principal) y vertical (altura) de la distribución de las matas de muérdago dentro del árbol. Segundo, para cuantificar el patrón espacial de la edad de las matas se usó la I de Moran asumiendo la normalidad y estacionariedad de los datos de edad:

$$I = \frac{N \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} (x_i - \bar{x}) (x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2} \quad (6)$$

donde x_i e x_j son los valores que toma la variable x en los puntos i y j , N es el número de datos, y w_{ij} es el peso de la clase de distancia t , que puede valer $w_{ij} = 1$ si el punto j está dentro de la clase de distancia d medida a partir del punto i , o $w_{ij} = 0$ si no se cumple dicha condición (Legendre y Legendre 1998). En realidad, los pesos w_{ij} deciden la proximidad o el “vecindario” de cada punto analizado. Por analogía con el ajedrez, suelen usarse diversos tipos de vecindad según la posición de los puntos próximos, siendo aquí el elegido el tipo “reina” con ocho (N, NE, E, SE, S, SW, W y NW). El índice I de moran se comporta como un coeficiente de correlación de Pearson y suele variar entre +1 y -1. En el caso de autocorrelación positiva I tiende a +1, si la autocorrelación es nula I se aproxima a 0 y, para el caso de autocorrelación negativa, I tiende a -1. Se calculó el coeficiente I de Moran para clases de distancia de 0,5 m. Además de estimar la significación individual de cada valor de I ($p = 0,05$) para las k

clases de distancia se calculó la significación global (p') del correlograma usando la corrección de Bonferroni donde $p' = p / k$ (Legendre y Legendre, 1998).

Mediante correlaciones espacialmente corregida

Para evaluar la relación entre variables estructurales y abundancia de muérdago en cada parcela utilizamos el coeficiente no paramétrico de correlación de Spearman (r_s). Dado que las variables son espacialmente explícitas la presencia de autocorrelación espacial invalida la asunción de independencia en la que se apoyan muchos de los análisis estadísticos clásicos como la correlación por lo que el nivel de significación (p) de la correlación debe ser corregido (Dutilleul 1993). En este trabajo se usa la aproximación propuesta por Clifford *et al.* (1989) quienes estiman un tamaño de muestra efectivo M que difiere del tamaño de muestra inicial N en función del grado de autocorrelación de las variables para así obtener un nivel de significación corregido. Estos cálculos se realizaron con el programa *Passage* (Rosenberg 2001).

3. RESULTADOS

3.1. Estructura de los bosques muestreados.

Las cuatro primeras zonas de estudio corresponden a masas abiertas de solana, siendo la parcela PA la que presentó una mayor densidad de pies vivos y área basimétrica de todas (Tabla 3.1.). En cuanto a los valores de tamaño del árbol (altura, dbh, tamaño de la copa) los valores más altos se encontraron en la parcela SA.

Tabla 3.1. Características de las parcelas. Abreviaturas de las parcelas como en la Tabla 2.1 (AB = área basimétrica).

Sitio	DBH (cm)	Altura (m)	Diámetro de la copa (m)	Altura de la copa (m)	AB (m ² ha ⁻¹)	Densidad pies / tocones (n° ha ⁻¹)
SA	25,55 ± 1,28	9,88 ± 0,36	5,36 ± 0,19	7,45 ± 0,34	1,65	333 / 0
SB	20,26 ± 0,70	8,02 ± 0,28	4,70 ± 0,17	5,91 ± 1,91	1,60	522 / 0
PA	21,04 ± 0,54	8,92 ± 0,19	4,59 ± 0,15	4,59 ± 0,15	1,94	600 / 0
PB	23,45 ± 1,09	8,69 ± 0,49	4,62 ± 0,23	4,62 ± 0,23	1,38	333 / 100

Con respecto a la abundancia de muérdago se encontró un mayor nivel medio de infección en las zonas del Puerto de Gúdar, siendo la parcela PA la que alberga un mayor número de pies con abundante muérdago (EH = 2-3; Tabla 3.2.). Por otro lado, el menor nivel de infección se detectó en la parcela SB, donde el 74 % de los árboles presentaron bajos o nulos niveles de abundancia de muérdago (EH = 1). En el otro extremo PB fue la parcela con mayor abundancia de individuos con alto grado de infección (EH = 3; Fig. 3.1.).

Tabla 3.2. Grado de abundancia de muérdago en las distintas zonas de estudio. Abreviaturas de las parcelas como en la Tabla 2.1.

Sitio	N° Árboles	Muertos (%)	Escala original / modificada de Hawksworth (EH)	Árboles con daños (%) según la escala de Hawksworth									Árboles con daños (%) según la escala modificada de Hawksworth (EH)		
				0	1	2	3	4	5	6	1	2	3		
SA	30	10	2,04 ± 0,32 / 1,60 ± 0,15	13	30	17	13	7	7	3	60	20	20		
SB	47	3	1,46 ± 0,27 / 1,38 ± 0,10	49	9	17	8	4	6	4	74	13	13		
PA	54	7	2,84 ± 0,23 / 1,87 ± 0,10	12	9	13	26	20	9	4	34	46	20		
PB	30	10	2,74 ± 0,38 / 1,79 ± 0,16	17	0	30	23	0	3	17	47	23	30		

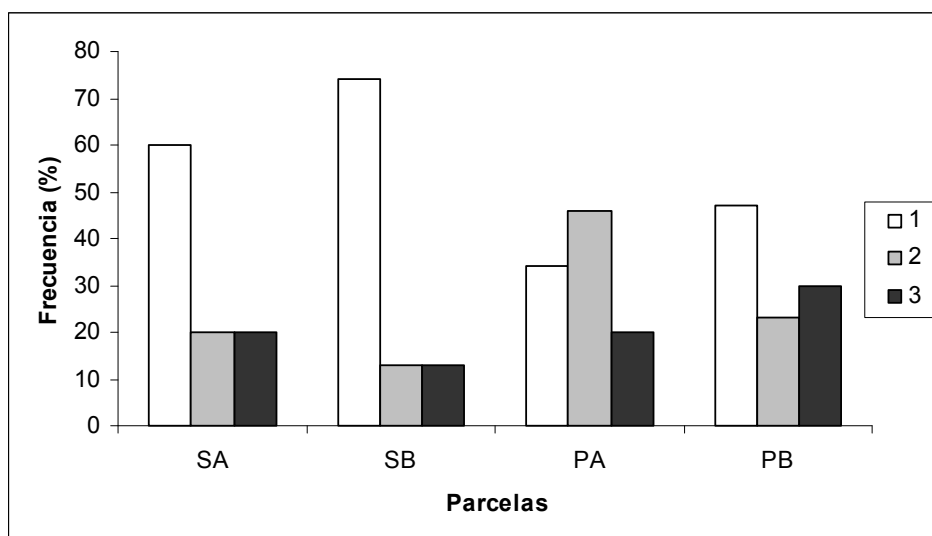


Figura 3.1. Frecuencia relativa de árboles según la abundancia de muérdago estimada mediante la escala modificada de Hawksworth (EH = 1-3) en las cuatro zonas de estudio intensivo.

En cuanto a las comparaciones entre clases de árboles según su nivel de abundancia de muérdago en las cuatro zonas de estudio (Tabla 3.3.) se observan diferencias significativas ($p < 0,001$) en el caso del diámetro a 1,3 m (dbh) y la frondosidad (Figs. 3.2. y 3.3; Tabla 3.3). En general, dentro de cada sitio de estudio, los árboles con mayor abundancia de muérdago suelen mostrar un diámetro mayor y una frondosidad menor o defoliación mayor (Fig. 3.2.). También se observó que los árboles más infectados tendían a mostrar un mayor diámetro horizontal de la copa. Además, en todos los sitios de estudio excepto en el de menor abundancia de pies infectados (SB), los pinos con mayor abundancia de muérdago mostraban un incremento de área basimétrica del periodo 1995-2008 menor así como una relación más baja entre dicho incremento y el área basimétrica total ($BAI_{1995-2008}/BA$) que los pinos con pocas o ninguna matas de muérdago. En el caso del área relativa de albura los resultados encontrados fueron dispares. Es decir, aunque los árboles con abundante presencia de muérdago podían mostrar los diámetros mayores para una clase determinada de altura, su crecimiento radial expresado como incremento de área basimétrica era el menor.

En el caso del sitio C, en el que se tomaron rodajas apicales y basales y muestras a 1,3 m, de nuevo los árboles con mayor abundancia de muérdago fueron los más defoliados y se encontró de nuevo un menor crecimiento radial en árboles con mayor grado de infección (Tabla 3.4.). Sin embargo, las diferencias de crecimiento entre clases de árboles según su abundancia de muérdago sólo fueron significativas en la base y

sobre todo en el ápice mientras que, en este sitio, las diferencias no fueron significativas para muestras tomadas a 1,3 m.

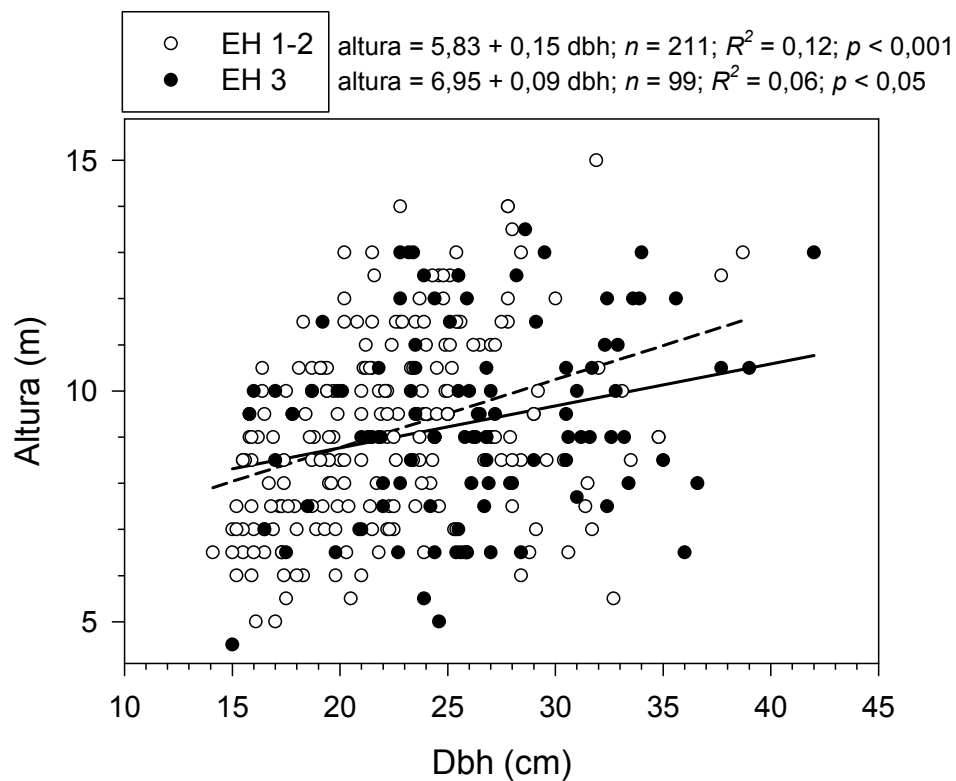


Figura 3.2. Relaciones entre altura y diámetro a 1,3 m (dbh) en pies con abundante muérdago (EH =3) o con niveles de abundancia moderada o baja (EH = 1-2). Se observa cómo la mayoría de los pies dominantes más altos presentan abundantes matas de muérdago (EH = 3). Se indican las regresiones lineares para cada grupo de daños (EH = 1-2, línea discontinua; EH = 3, línea continua).

Tabla 3.3. Comparación de las variables estructurales y ambientales entre grupos de árboles según su abundancia de muérdago (EH = 1-3) para los cuatro sitios de estudio (SA, SB, PA y PB). Se muestran las medias \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre árboles según el nivel de abundancia de muérdago (se indican la F y χ^2 para los tests paramétricos o no paramétricos, respectivamente. Abreviaturas de las zonas de muestreo como en la Tabla 2.1.

EH	Variable	SA	F/χ^2	SB	F/χ^2	PA	F/χ^2	PB	F/χ^2
1	Dbh (cm)	22,3 \pm 0,8a	15,3***	19,9 \pm 0,6a	13,2***	20,0 \pm 0,6a	9,8***	22,5 \pm 1,1a	5,0**
2		29,0 \pm 1,2b		22,1 \pm 1,7a		21,5 \pm 0,7b		28,2 \pm 1,5b	
3		29,5 \pm 1,2b		27,2 \pm 1,6b		24,6 \pm 0,9b		25,8 \pm 1,0ab	
1	Altura total (m)	9,1 \pm 0,3	0,8	8,4 \pm 0,3	1,9	8,8 \pm 0,3	0,06	8,3 \pm 0,5	0,2
2		9,5 \pm 0,6		8,4 \pm 0,6		8,6 \pm 0,2		8,9 \pm 0,8	
3		9,8 \pm 2,0		9,4 \pm 0,3		8,8 \pm 1,7		8,3 \pm 0,5	
1	Altura copa viva (m)	7,0 \pm 0,3	0,6	6,3 \pm 0,3	0,1	6,1 \pm 0,3	0,5	6,0 \pm 0,4	0,28
2		7,1 \pm 0,5		6,0 \pm 0,8		6,0 \pm 0,3		6,6 \pm 0,8	
3		7,2 \pm 0,5		6,4 \pm 0,4		5,7 \pm 0,3		6,1 \pm 0,4	
1	Diámetro copa (m)	4,9 \pm 0,2a	3,5*	4,7 \pm 0,1a	7,0*	4,5 \pm 0,2	1,3	4,6 \pm 0,2a	5,5**
2		5,3 \pm 0,3b		5,5 \pm 0,5ab		4,9 \pm 0,2		5,9 \pm 0,3b	
3		5,7 \pm 0,2b		5,1 \pm 1,5b		5,0 \pm 0,3		5,2 \pm 0,3ab	
1	Frondosidad (%)	82,9 \pm 4,4a	39,6***	84,8 \pm 2,5a	33,4***	79,6 \pm 5,4a	30,5***	87,0 \pm 3,2a	25,4***
2		39,4 \pm 5,4b		60,6 \pm 6,5b		61,7 \pm 4,6b		72,0 \pm 7,1a	
3		29,2 \pm 4,5b		41,7 \pm 6,3b		30,8 \pm 5,5c		39,0 \pm 6,6b	
1	IC ¹	0,9 \pm 0,2	2,5	1,0 \pm 0,2	2,9	0,8 \pm 0,2	3,2	1,0 \pm 0,2	0,03
2		0,5 \pm 0,2		0,5 \pm 0,1		0,2 \pm 0,1		0,9 \pm 0,2	
3		0,2 \pm 0,1		0,6 \pm 0,01		0,5 \pm 0,2		0,9 \pm 0,3	
1	BAI ₁₉₉₅₋₂₀₀₈ (cm ² año ⁻¹) ²	3,0 \pm 0,3a	3,9*	3,5 \pm 0,3	0,3	2,7 \pm 0,5a	11,0*	6,1 \pm 0,7ab	3,4*
2		2,4 \pm 0,5ab		3,6 \pm 0,8		1,6 \pm 0,3b		7,8 \pm 1,5a	
3		1,6 \pm 0,3b		4,1 \pm 0,9		1,6 \pm 0,3b		4,3 \pm 0,7b	
1	BAI ₁₉₉₅₋₂₀₀₈ / BA (% año ⁻¹) ²	0,59 \pm 0,01a	21,3***	1,11 \pm 0,01	4,7	1,30 \pm 0,02a	17,5***	1,54 \pm 0,02a	6,9**
2		0,21 \pm 0,01b		0,95 \pm 0,02		0,67 \pm 0,01b		1,25 \pm 0,02ab	
3		0,20 \pm 0,01b		0,70 \pm 0,01		0,45 \pm 0,01b		0,83 \pm 0,01b	
1	Área de albura (%)	67,0 \pm 1,9a	16,4***	72,7 \pm 1,5	0,8	80,2 \pm 2,1	0,9	79,5 \pm 2,0a	6,7*
2		51,1 \pm 4,3b		71,6 \pm 5,3		77,4 \pm 2,1		67,7 \pm 5,2b	
3		51,5 \pm 2,9b		68,3 \pm 3,9		76,2 \pm 2,3		71,3 \pm 2,7ab	

Niveles de significación: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

¹Índice de Competencia (IC);

²Incremento de área basimétrica (BAI); área basimétrica (BA).

Tabla 3.4. Comparación de las variables estructurales y ambientales entre grupos de árboles según su abundancia de muérdago (EH = 1-3) para los árboles del sitio de muestreo C en el que se tomaron muestras distintas alturas del tronco (base, 1,3 m y ápice). En el caso de las rodajas basales y apicales sólo se consideraron datos de incremento basimétrica ya que el resto de variables eran comunes para los tres tipos de muestra de cada árbol (base, 1,3 m y ápice). Abreviaturas de las variables y símbolos como en la Tabla 3.3.

EH	Variable	Rodajas basales	F/χ^2	Cores a 1,3 m	F/χ^2	Rodajas apicales	F/χ^2
1				24,2 ± 0,5			
2	Dbh (cm)	—	—	23,0 ± 1,0	1,0	—	—
3				24,6 ± 0,9			
1				11,6 ± 0,3			
2	Altura total (m)	—	—	12,0 ± 0,6	0,3	—	—
3				11,7 ± 0,4			
1				7,8 ± 0,5			
2	Altura copa viva (m)	—	—	7,0 ± 0,7	0,8	—	—
3				6,9 ± 0,5			
1				4,0 ± 0,2			
2	Diámetro copa (m)	—	—	3,6 ± 0,4	0,3	—	—
3				3,9 ± 0,3			
1				95,5 ± 2,0a			
2	Frondosidad (%)	—	—	66,9 ± 6,2b	19,7***	—	—
3				66,2 ± 5,7b			
1		11,0 ± 1,0a		3,6 ± 0,8		2,8 ± 0,3a	
2	BAI ₁₉₉₅₋₂₀₀₈ (cm ² año ⁻¹)	5,8 ± 0,9b	4,2*	3,5 ± 1,2	1,5	0,7 ± 0,3b	5,9**
3		8,9 ± 1,3ab		2,9 ± 0,8		0,8 ± 0,2b	
1		2,40 ± 0,02a		1,77 ± 0,14		0,59 ± 0,01a	
2	BAI ₁₉₉₅₋₂₀₀₈ / BA (% año ⁻¹)	1,41 ± 0,02b	4,8*	1,40 ± 0,21	2,0	0,39 ± 0,01b	13,0**
3		2,00 ± 0,02ab		1,43 ± 0,14		0,35 ± 0,01b	

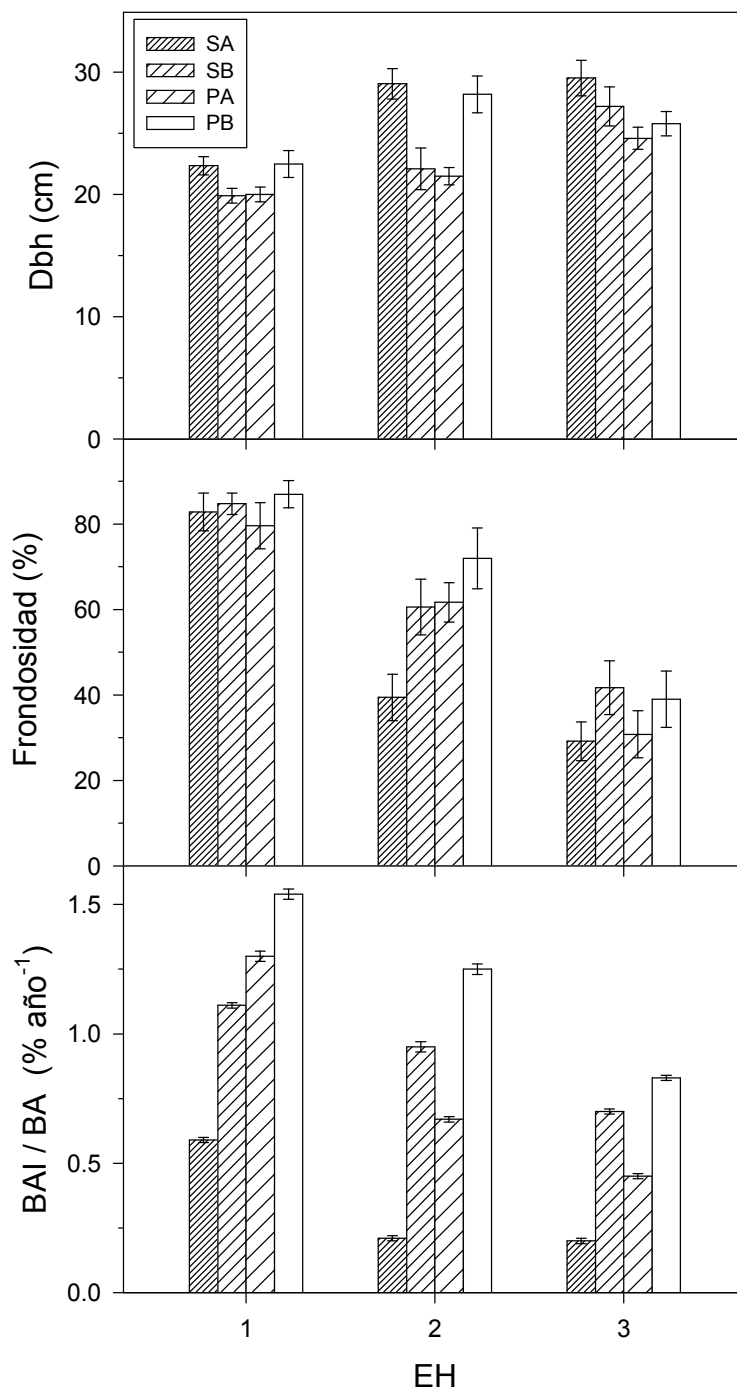


Figura 3.3. Valores medios (\pm error estándar) de variables estructurales seleccionadas (diámetro a 1,3 m –dbh–, frondosidad y relación entre incremento de área basimétrica del periodo 1995-2008 y área basimétrica total -BAI/BA) según el nivel de abundancia de muérdago (EH = 1-3) para los cuatro sitios de estudio (SA, SB, PA y PB). Abreviaturas de las parcelas como en la Tabla 2.1.

En los cuatro primeros sitios de estudio (SA, SB, PA y PB) se hallaron correlaciones generalmente positivas y en algunos casos significativas entre las variables estructurales referidas al tamaño (dbh, altura, altura de la copa y diámetro de la copa), a excepción de la correlación entre altura y diámetro de la copa que fue

negativa (Tabla 3.5.). El nivel de abundancia de muérdago mostró relaciones negativas y significativas con el cociente $BAI_{1995-2008}/BA$, indicando un menor crecimiento radial en los pinos con mayor abundancia de muérdago (Fig. 3.4.), y relaciones positivas y significativas con el diámetro a 1,3 m (Fig. 3.5.), sugiriendo que los árboles con troncos más gruesos muestran una mayor probabilidad de concentrar abundantes matas de muérdago. En el sitio de muestreo C, se encontraron similares resultados (Tabla 3.6.). La abundancia de muérdago continuó manteniendo una correlación negativa y significativa con la frondosidad y el cociente entre BAI y área basal, siendo en este último caso sólo significativa para muestras basales y apicales. La frondosidad fue de nuevo una variable integradora del vigor del árbol, ya que mostró relaciones positivas y significativas con las variables de crecimiento como el incremento del área basimétrica.

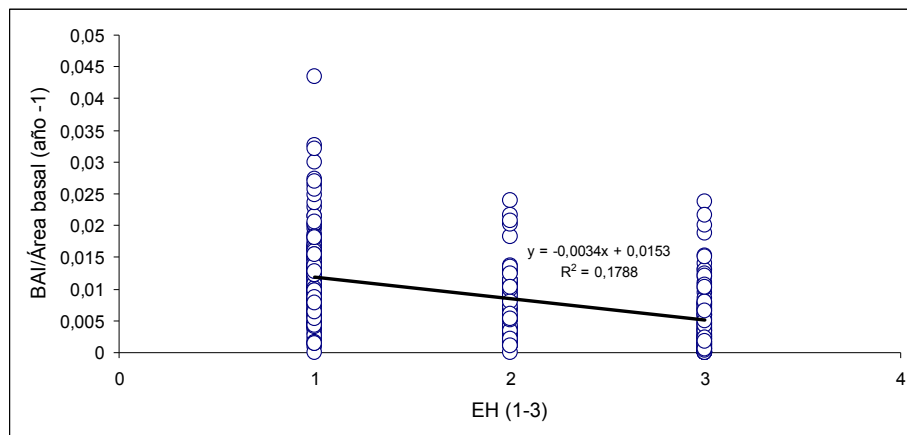


Figura 3.4. Relación negativa entre abundancia de muérdago (EH = 1-3) y la relación entre el incremento medio de área basimétrica entre 1995 y 2008 y el área basal para los datos combinados de todos los árboles de los cuatro sitios de estudio intensivo (PA, PB, SA y SB). Se indica la regresión entre ambas variables.

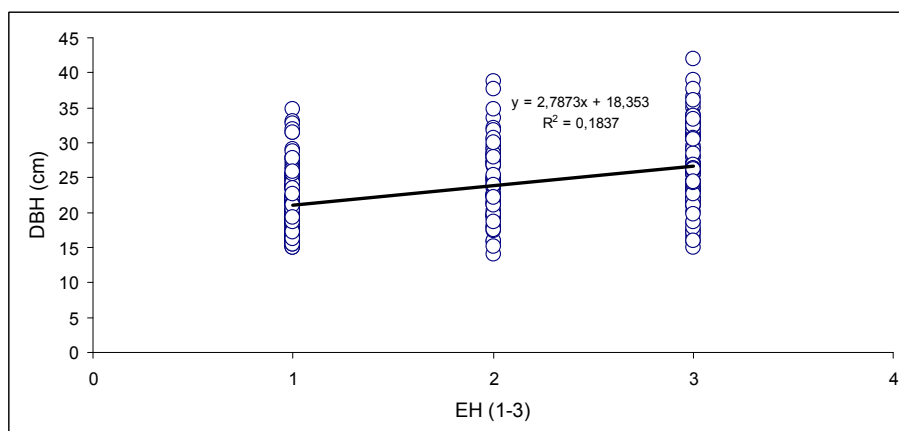


Figura 3.5. Relación positiva entre abundancia de muérdago (EH = 1-3) y el diámetro a 1,3 m (dbh) para los datos combinados de todos los árboles de los cuatro sitios de estudio intensivo (PA, PB, SA y SB). Se indica la regresión entre ambas variables.

Tabla 3.5. Relaciones entre variables estructurales y referidas a la abundancia de muérdago (EH) para los cuatro sitios de estudio basadas en el coeficiente de correlación Spearman y considerando la presencia de autocorrelación espacial a la hora de determinar su significación. Disposición de los valores: diagonal izquierda, línea inferior, PB ($n = 72$); diagonal izquierda, línea superior PA ($n = 60$); diagonal derecha, línea inferior SB ($n = 58$), diagonal derecha, línea superior SA ($n = 82$). Abreviaturas de las variables y símbolos como en la Tabla 3.3. Niveles de significación: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$.

	EH	BAI 1995-2008 ($\text{cm}^2 \text{año}^{-1}$) ²	Dbh (cm)	Altura (m)	Altura copa (m)	Diámetro de la copa (m)	Frondosidad (%)	IC	Área de albura (%)	BAI ₁₉₉₅₋₂₀₀₈ / BA (% año^{-1})
EH		-0,382** -0,106	0,557** 0,438**	0,138 0,188	0,022 0,008	0,349** 0,316**	-0,743** -0,685**	0,101 -0,053	-0,538** -0,149	-0,598** -0,379**
BAI 1995-2008 ($\text{cm}^2 \text{año}^{-1}$) ²	-0,368** -0,235		-0,108 0,313**	-0,168 0,196	0,145 0,450**	-0,067 0,275*	0,625** 0,407**	-0,042 -0,007	0,033 0,108	0,824** 0,652**
Dbh (cm)	0,432** 0,269*	0,092 0,193		0,392** 0,347**	0,369** 0,315**	0,555** 0,728**	-0,447** -0,157	-0,144 -0,064	-0,418** -0,473**	-0,589** -0,416**
Altura (m)	0,001 0,014	0,036 0,205	0,139 0,285*		0,582** 0,572**	0,327* 0,169	-0,172 -0,166	-0,113 0,060	0,116 -0,050	-0,365** -0,038
Altura copa (m)	-0,092 -0,012	0,476** 0,425**	0,398** 0,272*	0,254* 0,804**		0,422** 0,250*	0,085 0,106	-0,104 0,295	0,042 0,060	-0,174 0,159
Diámetro de la copa (m)	0,189 0,275*	0,196 -0,096	0,628** 0,668**	-0,143 -0,052	0,248* 0,014		-0,219 -0,032	-0,114 -0,015	-0,115 -0,281*	-0,382** -0,184
Frondosidad (%)	-0,612** -0,665**	0,652** 0,556**	-0,165 -0,079	-0,203 -0,047	0,408** 0,160	0,029 -0,080		0,018 -0,108	0,398** 0,211	0,647** 0,509**
IC	-0,069 -0,162	-0,095 -0,209*	-0,048* -0,412*	-0,123 -0,143	-0,224 -0,213	0,159 -0,083	0,029 -0,401		0,130 0,035	0,030 -0,115
Área de albura (%)	-0,163 -0,333*	0,225 0,287*	0,087 -0,399**	-0,115 -0,111	-0,03 0,137	0,235* -0,415**	0,265* 0,366**	0,164 0,077		0,275* 0,470**
BAI ₁₉₉₅₋₂₀₀₈ / BA (% año^{-1})	-0,565** -0,449**	0,887** 0,740**	-0,305** -0,446**	-0,052 -0,046	0,260* 0,112	-0,095 -0,505**	0,717** 0,609**	0,099 -0,013	0,188 0,555**	

Tabla 3.6. Relaciones entre variables estructurales y referidas a la abundancia de muérdago (EH) para el sitio de muestreo C basadas en el coeficiente de correlación Spearman y considerando la presencia de autocorrelación espacial a la hora de determinar su significación. En el caso de las rodajas basales y apicales sólo se consideraron datos de incremento basimétrica ya que el resto de variables eran comunes para los tres tipos de muestra de cada árbol (base, 1,3 m y ápice). Disposición de los valores: diagonal izquierda, línea inferior, rodajas basales ($n = 40$); diagonal izquierda, línea superior, rodajas apicales ($n = 40$); diagonal derecha, muestras radiales a 1,3 m ($n = 40$). Abreviaturas de las variables y símbolos como en la Tabla 3.3. Niveles de significación como en la Tabla 3.5.

	EH	BAI 1995-2008 ($\text{cm}^2 \text{año}^{-1}$)	Dbh (cm)	Altura (m)	Altura copa (m)	Diámetro de la copa (m)	Frondosidad (%)	BAI ₁₉₉₅₋₂₀₀₈ / BA (% año^{-1})
EH		-0,181	0,066	0,083	-0,173	-0,049	-0,746**	-0,252
BAI 1995-2008 ($\text{cm}^2 \text{año}^{-1}$)	-0,509** -0,283		0,676**	0,171	0,396*	0,545**	0,558**	0,891**
Dbh (cm)	—	0,279 0,580**		0,127	0,291	0,573**	0,288	0,343*
Altura (m)	—	-0,184 0,016	—		0,074	-0,099	-0,060	0,175
Altura copa (m)	—	0,451** 0,257	—	—		0,670**	0,385*	0,366*
Diámetro de la copa (m)	—	0,556** 0,432**	—	—	—		0,349*	0,402*
Frondosidad (%)	—	0,653** 0,618**	—	—	—	—		0,555**
BAI ₁₉₉₅₋₂₀₀₈ / BA (% año^{-1})	-0,574** -0,336*	0,906** 0,911**	-0,092 0,261	-0,186 -0,060	0,359* 0,212	0,310 0,300	0,600** 0,624**	

3.2. Análisis espacial del patrón de los árboles.

Para determinar si existía algún patrón espacial en la disposición de los pinos según la abundancia de muérdago o interacciones espaciales entre las clases de abundancia de muérdago ($EH = 1$ vs. $EH = 2-3$) en cada una de las parcelas estudiadas se realizaron análisis univariantes y bivariantes del patrón de puntos mediante la $K(t)$ de Ripley (Fig. 3.6., Tabla 3.7.).

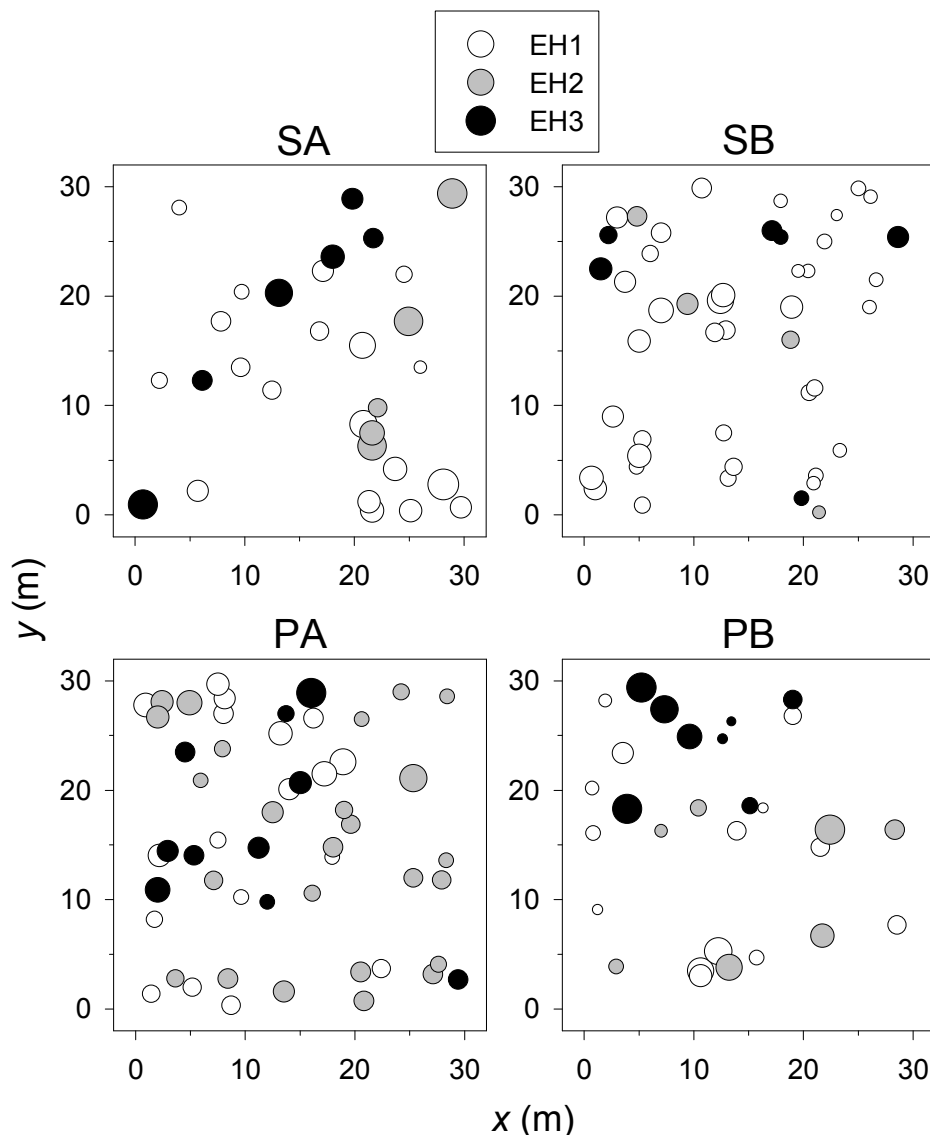


Figura 3.6. Distribución de los pinos en los sitios de estudio SA, SB, PA y PB. El tamaño de los símbolos es proporcional al diámetro del árbol. Los colores corresponden a la escala de abundancia de matas de muérdago: blanco, escasa presencia ($EH = 1$); gris, moderada abundancia ($EH = 2$); negro, elevada abundancia ($EH = 3$).

Se encontró que los árboles con poco y con abundante muérdago tendían a estar separados por una distancia media de 7 m en el sitio SA, aunque este patrón no era globalmente significativo. En el caso del sitio SB, donde menos árboles con abundante

muérdago aparecían, se encontró agregación significativa en los pies con abundante muérdago que formarían manchas de un radio medio igual a 2 m, y dichos árboles con abundante muérdago mostraron repulsión a 2 y 8 m respecto a árboles con pocas o ninguna mata de muérdago. También en el sitio PB encontramos agregación significativa, pero esta vez a una escala intermedia (8 m), de los individuos con muchas matas de muérdago. No se encontraron patrones espacialmente significativos para los árboles con más matas de muérdago en los dos sitios con más árboles de estas características (SA, PA).

Tabla 3.7. Resumen de los análisis espaciales del patrón de los árboles según su abundancia de matas de muérdago en los cuatro sitios de estudio intensivo. Los signos positivos muestran agregación o atracción significativa y los negativos una distribución regular o repulsión significativa según los valores obtenidos de la $K(t)$ de Ripley a distintas distancias (t) para un rango entre 1 y 15 m. Se indica un índice de bondad de ajuste (GoF) y su probabilidad asociada (p) que permiten resumir globalmente cada patrón espacial ya que valores elevados de GoF indican un patrón espacial más intenso y significativo si $p < 0,05$. Se indica el número de árboles (n) de cada clase de abundancia de muérdago.

Sitio	Tipo de árboles	n	t (m)															GoF	p
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
SA	EH 1	18	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	---	---
	EH 2-3	12	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	---	---
	EH 1 vs. EH 2-3	---	r	r	r	r	r	r	-	r	r	r	r	r	r	r	r	864	0,13
SB	EH 1	35	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	---	---
	EH 2-3	12	r	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	936	0,05
	EH 1 vs. EH 2-3	---	r	-	r	r	r	r	r	-	r	r	r	r	r	r	r	990	0,01
PA	EH 1	32	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	---	---
	EH 2-3	21	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	---	---
	EH 1 vs. EH 2-3	---	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	---	---
PB	EH 1	21	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	---	---
	EH 2-3	8	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r	989	0,01
	EH 1 vs. EH 2-3	---	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	---	---

3.3. Análisis del patrón espacial de la edad de las matas de muérdago.

Se seleccionaron y muestrearon con detalle la posición espacial, el diámetro basal y la edad de las matas de muérdago en cuatro pinos con un elevado número de matas. El análisis espacial de las matas se realizó en todos los pinos excepto el pie 4 por presentar características muy diferentes del resto y un menor número de matas (Tabla 3.8.)

Tabla 3.8. Características de los pies seleccionados con abundante muérdago (EH = 2-3) para la descripción del patrón espacial de sus matas de muérdago.

Código (EH)	Dbh (cm)	Altura (m)	Altura copa (m)	Diámetro copa (m)	Frondosidad (%)	Albura (cm)	Edad (años)	Número de matas	Densidad de matas (n° m ⁻³) ¹
1 (3)	28,2	12,5	6,0	4,0	80	9,1	77	823	33
2 (3)	25,5	12,5	5,5	2,7	70	6,0	86	826	79
3 (3)	25,1	11,5	5,5	3,5	30	8,1	80	810	46
4 (2)	19,1	10,5	5,0	2,4	50	4,1	77	203	27

¹Se estimó la densidad de matas considerando las copas de los árboles como conos geométricos.

El análisis del patrón de puntos de las matas revela en los tres casos resultados similares indicando una agregación muy significativa a distancias entre 0,6 y 0,8 m (Figs. 3.7., 3.8 y 3.9; ver también Apéndices). Las matas jóvenes, de edad inferior a 7 años, mostraron siempre mayor agregación que las matas de mayor edad. Los pinos con mayor grado de agregación (individuos 2 y 3) mostraron en general los valores de densidad de matas más elevados y estratos verticales de ramas principales muy definidos.

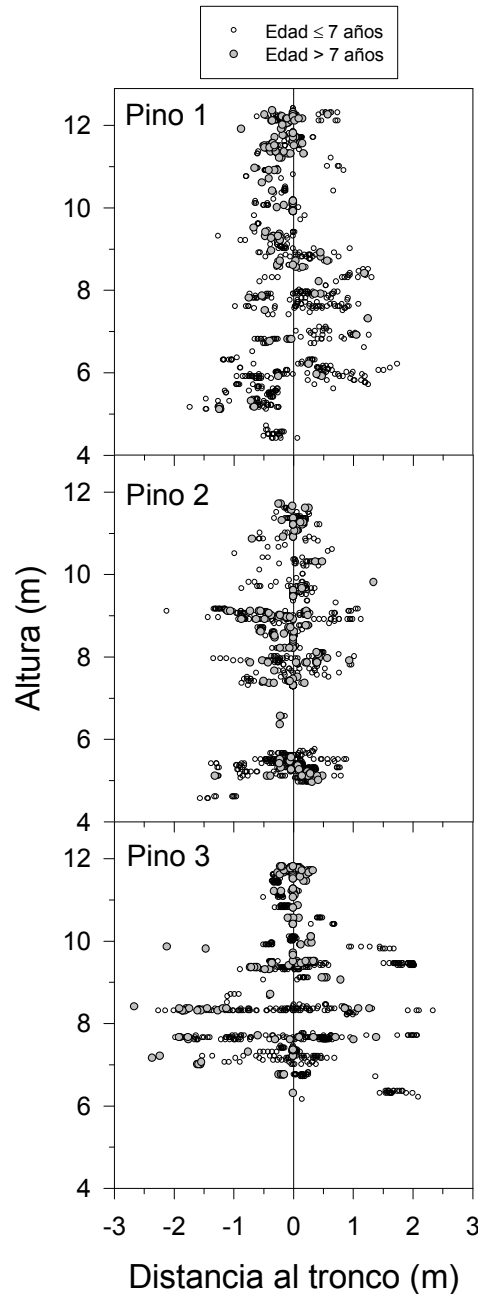


Figura 3.7. Distribución espacial de las matas de muérdago en función de su altura y distancia al tronco de los pies 1, 2 y 3 según su edad (círculos grises, edad > 7 años; círculos blancos, edad < 7 años).

Si se compara la disposición vertical y horizontal de las matas de muérdago en los pinos 1, 2 y 3 se constataba que la abundancia de matas cerca del tronco principal y la estratificación vertical de las ramas del pino 3 determinaban en gran medida la disposición y agregación espacial de sus matas de muérdago (Fig. 3.8.).

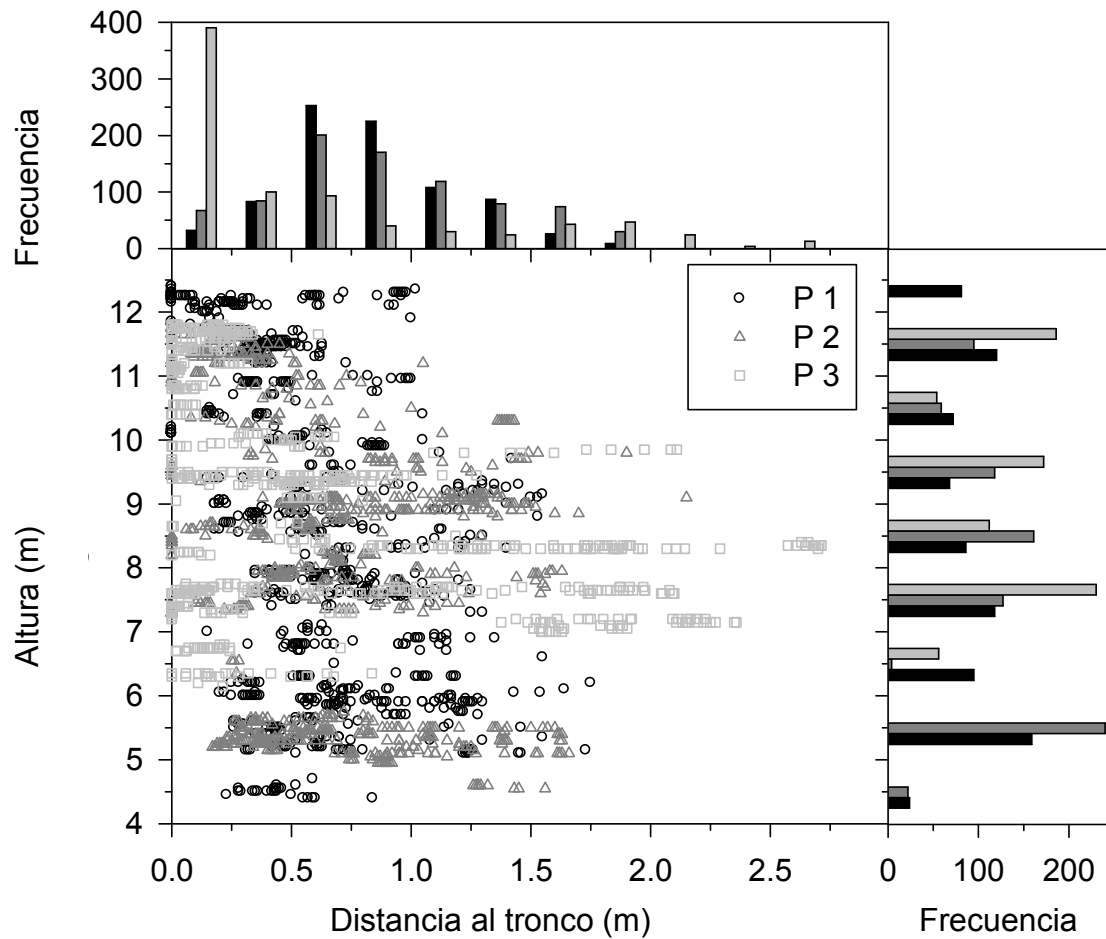


Figura 3.8. Situación espacial y frecuencia de matas de muérdago según su distancia al tronco y altura en los pinos 1 (P1, símbolos negros), 2 (P2, símbolos grises oscuros) y 3 (P3, símbolos grises claros).

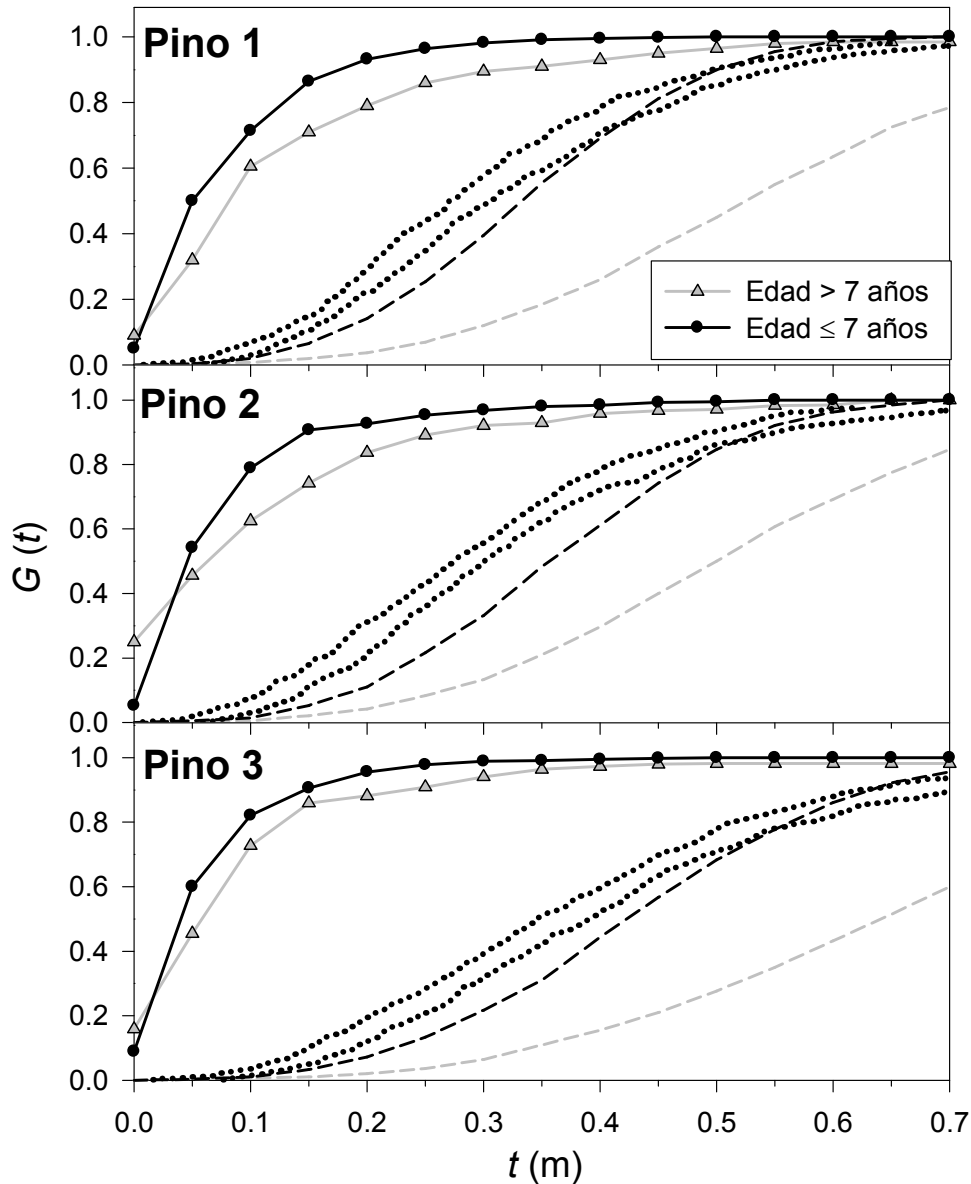


Figura 3.9. Análisis espacial de puntos de la distribución tridimensional de las matas de muérdago mediante la función $G(t)$ en función de la distancia (t) para los pies: 1, 2 y 3. Valores elevados de $G(t)$ por encima de la curva correspondiente a una distribución al azar corresponden a agregación a la distancia (t) indicada. Las líneas con símbolos corresponden a los patrones de las matas con edades superiores (línea y triángulos grises) o inferiores a 7 años (línea y círculos negros). Las líneas rayadas corresponden a una distribución al azar (Poisson) para los patrones de de las matas con edades superiores (línea gris) o inferiores a 7 años (línea negra) y las líneas punteadas corresponden a patrones aleatorios.

3.4. Dinámica espaciotemporal de las matas de muérdago.

En general las matas de muérdago de mayor edad se encontraron en el ápice y próximas al tronco principal (Fig. 3.7.). En los tres pinos se detectaron valores de autocorrelación espacial positiva para la edad de las matas con manchas de radio medio igual a 0,7 m (p. ej. pino 3), 1 m (p. ej. pino 2) o 1-3 m (p.ej. pino 1) (Fig. 3.10.).

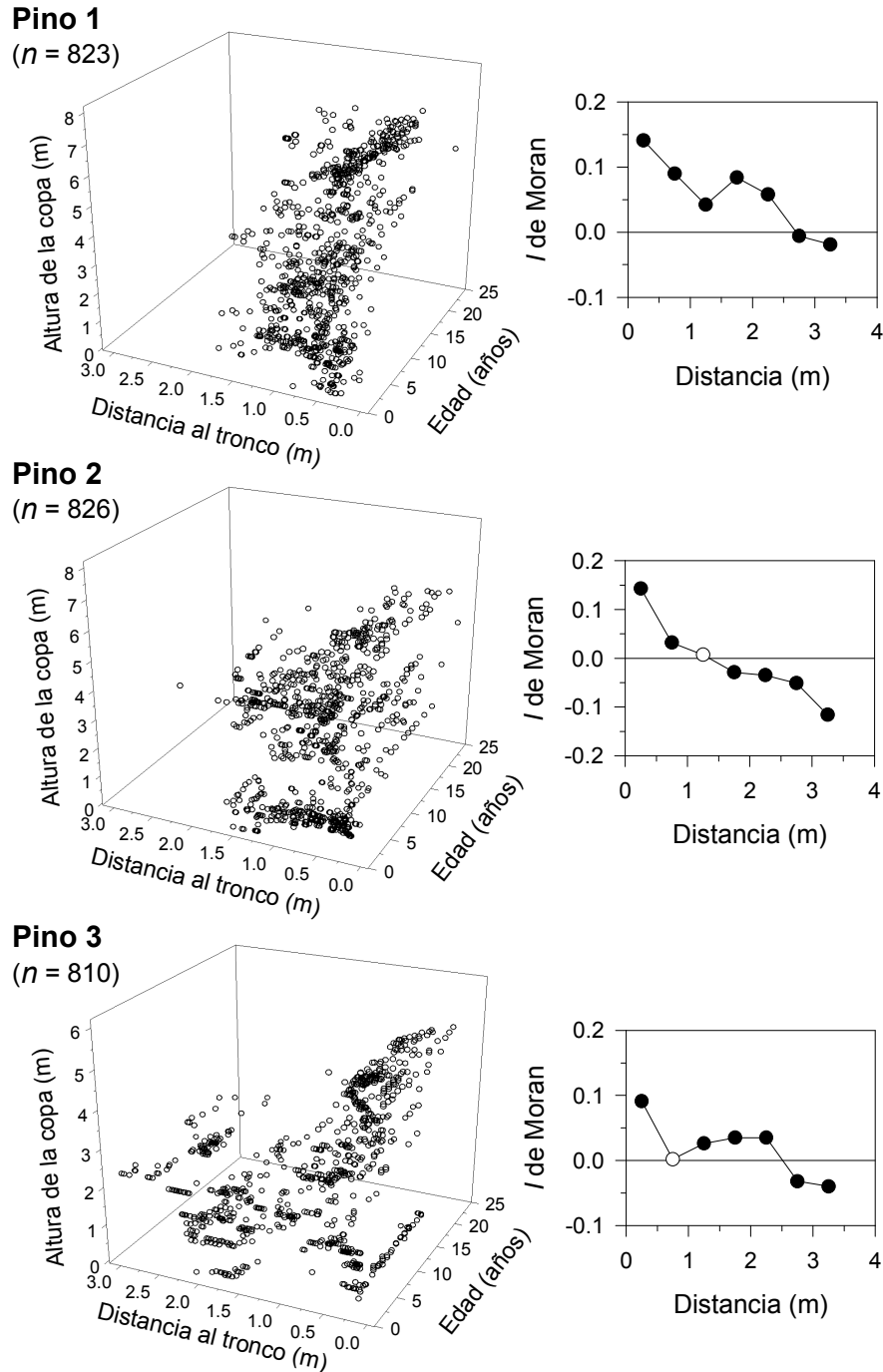


Figura 3.10. Distribución espacial de las matas de muérdago en función de su edad, distancia al tronco y altura y correlogramas de Moran de la edad de las matas en cada pino (gráficos a la derecha). En los correlogramas los círculos negros muestran valores significativos ($p < 0,05$) de la I de Moran para las distintas distancias analizadas. Todos los correlogramas fueron globalmente significativos ($p < 0,05$).

Si analizamos con detalle las edades de las matas de muérdago, observamos que siguen una función exponencial en los cuatro pies con abundantes matas (Fig. 3.11.). Una vez extraídos los residuos del ajuste de la función exponencial, se detectaron abundantes matas de dos clases de edad: entre 1 y 3 años y entre 10 y 14 años. Destacó el número

menor de lo predicho por la curva exponencial (residuos negativos de edad) de matas entre 4 y 6 años de edad.

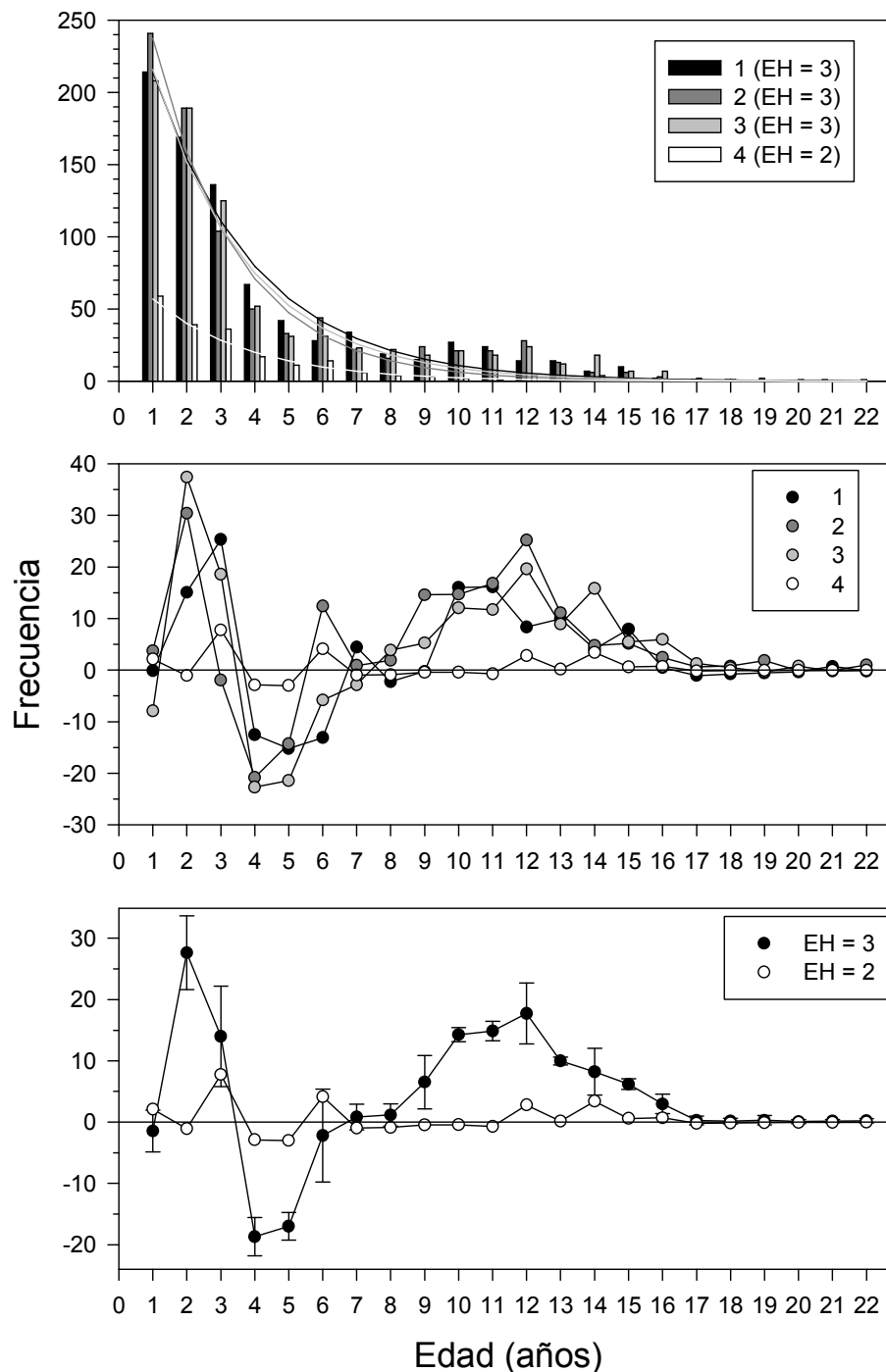


Figura 3.11. Diagrama de frecuencia de las edades de las matas de muérdago con el ajuste de la curva exponencial para los pinos 1, 2, 3 y 4. Los dos gráficos inferiores muestran los residuos de la frecuencia de las edades tras ajustar un modelo exponencial para los cuatro pinos y las medias y su error estándar para los pinos agrupados según la abundancia moderada (EH = 2, pino 4) o elevada (EH = 3, pinos 1, 2 y 3) de matas muérdago.

Se encontró una relación significativa que se ajustaba a un modelo logarítmico entre la edad y el diámetro basal de las matas para todos los pinos estudiados y para el conjunto de datos de los cuatros pinos (Fig. 3.12., Tabla 3.9.).

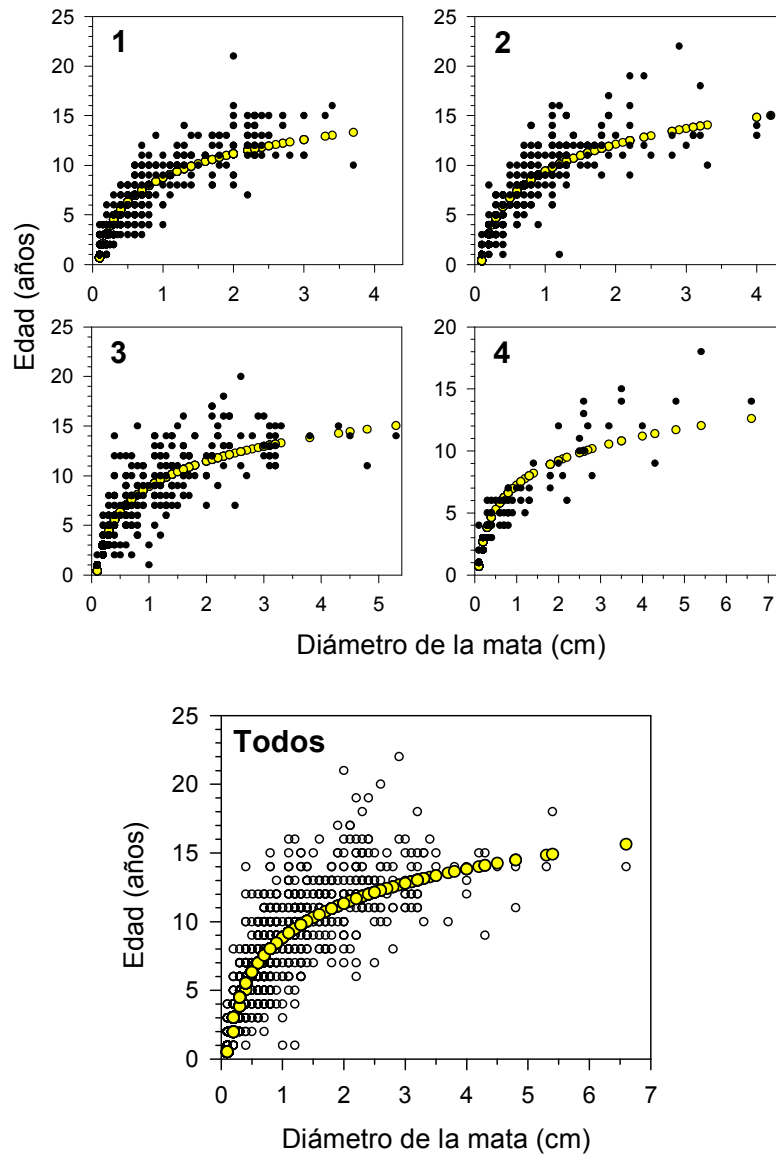


Figura 3.12. Relaciones entre edad y diámetro basal de las matas de muérdago de los cuatro pinos estudiados y de los datos combinados de todos y modelos logarítmicos (círculos grises) $\text{edad} = a + b * \ln(\text{diámetro})$.

Tabla 3.9. Parámetros estadísticos del modelo logarítmico ($\text{edad} = a + b * \ln(\text{diámetro})$) ajustado entre edad y diámetro basal de las matas de muérdago. Se indica el número de matas medidas (n), el porcentaje de varianza explicada por el modelo (R^2) y su probabilidad asociada (p).

Pino	n	a	b	R^2	p
1	823	8,72	3,50	0,96	0,001
2	826	9,39	3,91	0,96	0,001
3	810	8,89	3,69	0,96	0,001
4	203	7,24	2,84	0,97	0,001
Todos	2662	8,81	3,61	0,96	0,001

Respecto a las relaciones entre las características de las matas de los pies estudiados y su disposición espacial se detectó en los tres pinos estudiados con detalle una tendencia significativa de mayor edad y diámetro de las matas a mayor altura, por lo que se pudo afirmar que las matas de mayor edad y diámetro suelen encontrarse en la parte apical de la copa (Tabla 3.10.).

Tabla 3.10. Relaciones entre la posición espacial y características de las matas de muérdago (edad, diámetro, relación edad/diámetro) evaluadas mediante el coeficiente de Spearman. Disposición de los valores dentro de cada celda: pino 1, línea superior ($n = 823$); pino 2, línea intermedia ($n = 826$); pino 3, línea inferior ($n = 810$). Niveles de significación: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$.

	Edad (años)	Diámetro basal de la mata (cm)	Relación diámetro/edad (cm año ⁻¹)
x, distancia al tronco (m)	-0,051	-0,005	0,104**
	-0,080*	-0,081*	-0,028
	0,088*	0,101**	-0,029
y, altura (m)	0,293**	0,287**	0,000
	0,168**	0,158**	-0,042
	0,235**	0,244**	-0,067
z, profundidad dentro de la copa (m)	-0,052	-0,084*	-0,067
	0,036	0,019	-0,077*
	-0,093**	-0,106**	-0,008

3.5. Efectos del muérdago sobre el crecimiento.

3.5.1. Efectos del muérdago sobre el crecimiento primario.

En cuanto al crecimiento primario y secundario de los ápices de pies sin o con abundantes matas de muérdago del sitio C se observaron diferencias de ambos tipos de crecimiento según la abundancia de matas de muérdago (Fig. 3.13.). En cuanto al crecimiento longitudinal la divergencia entre ambos grupos es notable a partir del periodo 2002-2005. También se detectaron brascas caídas de crecimiento primario en años de sequías extremas como 1995 y 2005. En el año 2008, el crecimiento longitudinal y radial de los ápices de árboles con abundante muérdago era aproximadamente la mitad del observado en árboles sin muérdago.

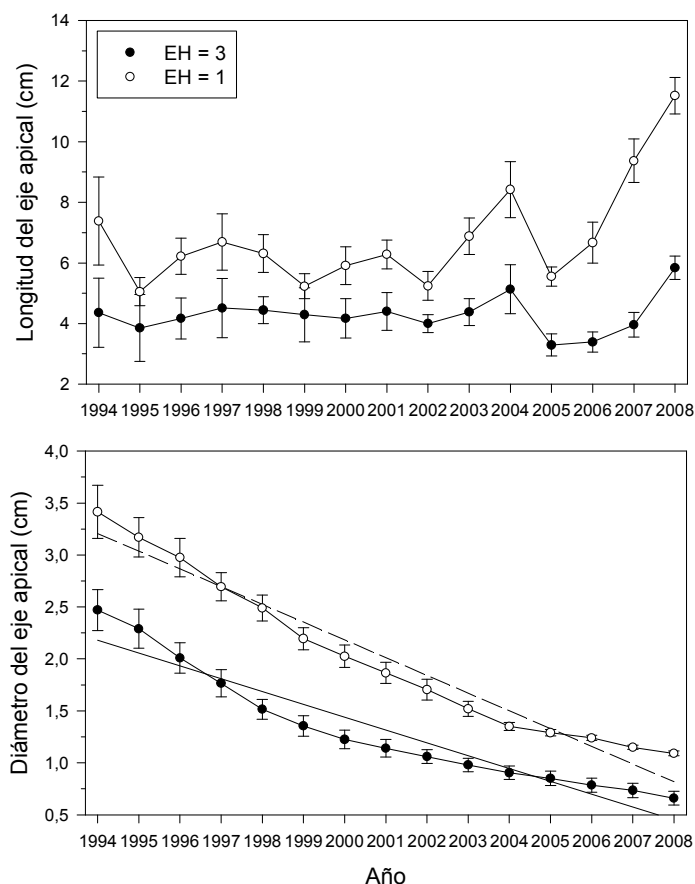


Figura 3.13. Crecimiento primario (longitud) y secundario (diámetro) de los ápices entre 1994 y 2008 para pies sin matas de muérdago (EH = 1; $n=10$) y con abundantes matas de muérdago (EH = 3; $n=10$) en el sitio C. Se indican los errores estándar y la tendencia lineal con el tiempo en el caso del diámetro.

Los resultados de los modelos mixtos indicaron que los efectos del muérdago eran significativos sobre el crecimiento primario y sobre el secundario de los ápices (Tabla 3.11.), pero también se encontraron diferencias de crecimiento significativas entre años, posiblemente debidas a distintas condiciones climáticas o a cambios ontogénicos de crecimiento del árbol. En ambos casos la interacción entre abundancia de muérdago y tiempo no fue significativa lo que indica que no hubo cambios temporales de crecimiento durante el periodo analizado en relación al grado de abundancia de muérdago.

Tabla 3.11. Resumen del efecto de los factores fijos (abundancia de muérdago, tiempo) y sus interacciones sobre los crecimientos primario (longitud del internodo) y secundario (incremento de área basimétrica) de los ápices de los árboles del sitio C para el periodo 1990-2008 basado en modelos lineares mixtos (los árboles se consideraron factores aleatorios). Se indica el estadístico F y su probabilidad (p).

Factor	Longitud del internodo		Incremento de área basimétrica	
	F	P	F	p
Abundancia de muérdago (EH)	160,19	0,0001	28,80	0,0001
Tiempo (T)	5,57	0,0001	11,19	0,0001
EH x T	1,30	0,2096	0,91	0,5461

3.5.2. Efectos del muérdago sobre el crecimiento secundario.

Antes de evaluar el efecto del muérdago sobre el crecimiento secundario, se cuantificaron otros efectos que pudieran haber afectado históricamente al crecimiento secundario. En concreto, mediante la estima de los cambios positivos de crecimiento relativo detectamos en el sitio SA una elevada frecuencia de árboles entre 1965 y 1975 con incrementos de crecimiento elevados (liberaciones) asociados a prácticas selvícolas como talas que reducen la competencia al liberar recursos y permiten aumentos muy pronunciados del crecimiento secundario (Figs. 3.14. y 3.15.). En el sitio PB se detectaron liberaciones asociadas a talas entre 1991 y 1998 lo que concuerda con la abundancia de tocones recientes en esta parcela.

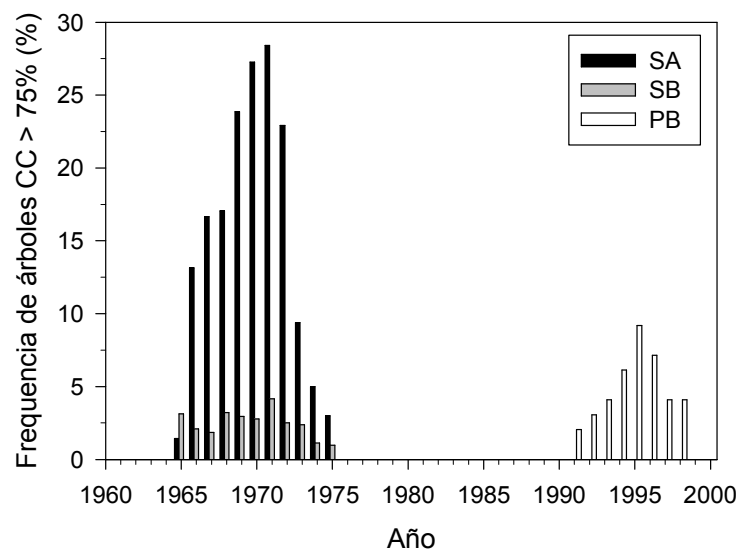


Figura 3.14. Frecuencia de árboles con cambios de crecimiento (CC) positivos superiores al 75 % indicativos de liberaciones de crecimiento asociadas a talas.

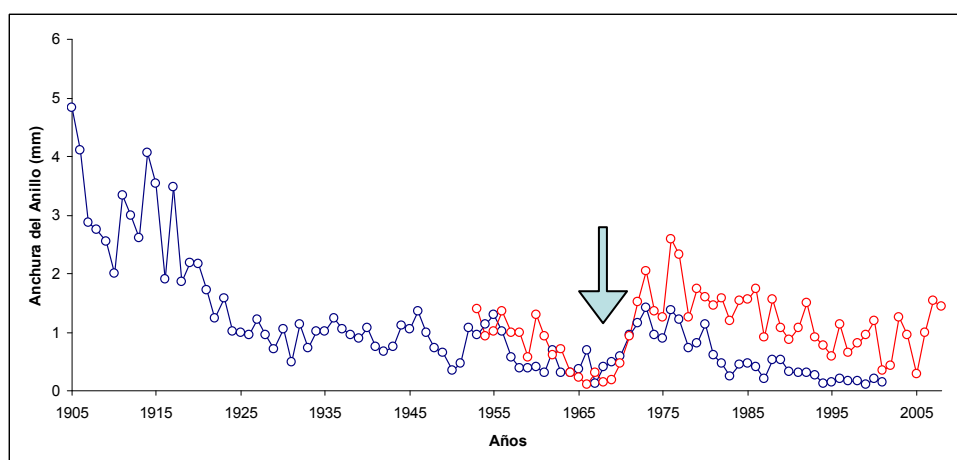


Figura 3.15. Series de crecimiento radial de dos pinos sin muérdago de la zona de muestreo SA en las que se observa una liberación de crecimiento a comienzos de los años 70 (flecha).

Respecto a los cambios negativos de crecimiento relativo todos los sitios de muestreo excepto el sitio PB, donde habíamos observado liberaciones asociadas a talas, mostraron un declive pronunciado desde aproximadamente 1985 y dicha caída de crecimiento fue mayor en el caso de árboles con mayor número de matas de muérdago (Fig. 3.16.). Dentro de cada sitio la divergencia entre árboles según la abundancia de muérdago fue notable desde aproximadamente 1995 (SB) o incluso desde comienzos de los años 1990 (SA, PB) y 80 (PA). En torno a 1985 culminó otro periodo de pérdida de crecimiento radial evidente en el sitio PB. En años posteriores a sequías severas como la de 1994 se encontraron valores máximos de declive relativo del crecimiento.

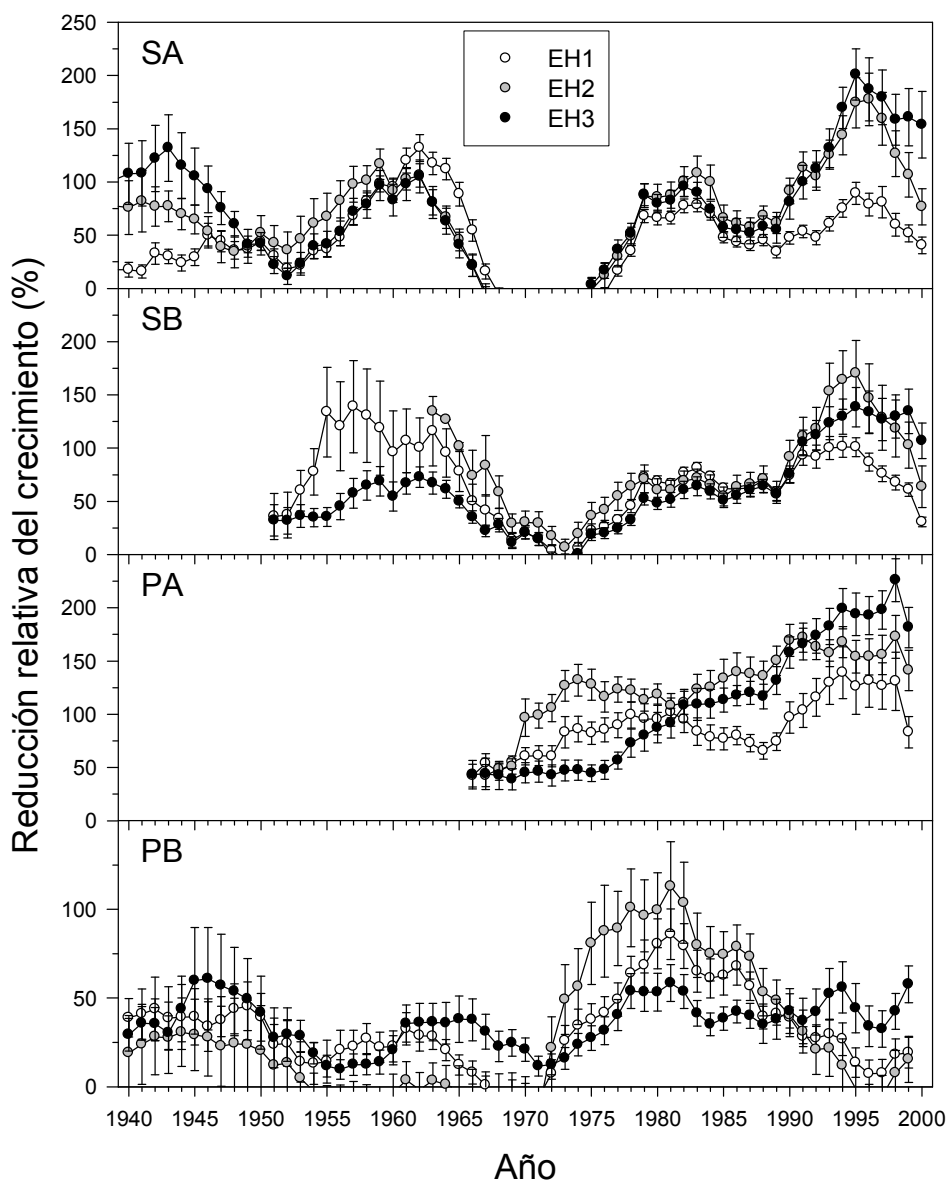


Figura 3.16. Reducción relativa del crecimiento de los árboles según la abundancia de matas de muérdago para los cuatro sitios de estudio intensivo. Valores elevados indican una caída mayor del crecimiento. Se muestran las medias y su error estándar.

En el caso de las muestras tomadas a distinta altura (ápice, dbh, base) en el sitio C se observó que la reducción reciente de crecimiento radial comenzó en torno a 1988 siendo este declive relativo más importante en las muestras tomadas a 1,3 m que en muestras apicales o basales (Fig. 3.17). La divergencia de la reducción de crecimiento entre grupos de árboles según la abundancia de muérdago es evidente desde 1995, siendo más temprana en las muestras apicales, aunque la clase con mayor reducción de crecimiento es EH = 2 y no EH = 3 en las tres alturas estudiadas. No obstante la divergencia de declive de crecimiento entre árboles sin muérdago (EH = 1) y el resto se detectó para los últimos 3 años o incluso antes en las muestras apicales. La sensibilidad a la variabilidad climática del crecimiento secundario apical fue mayor que en el resto de muestras tal y como refleja la brusca respuesta de su crecimiento a la sequía de 1994

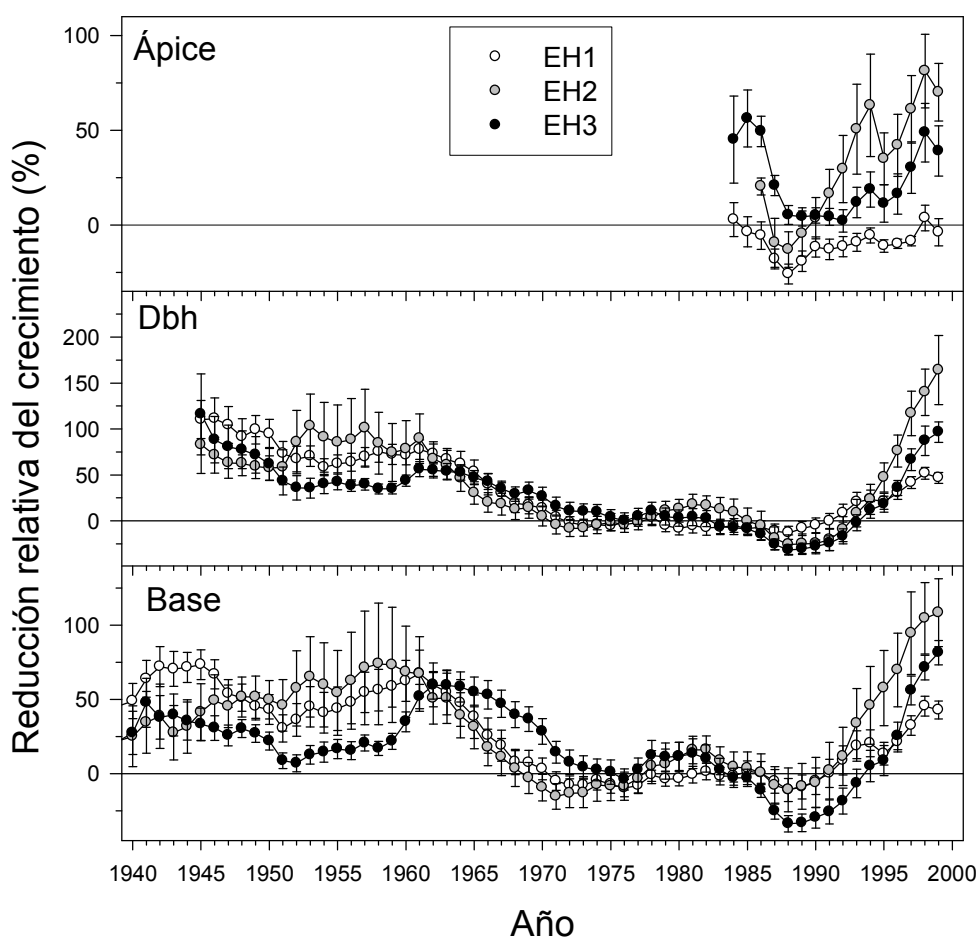


Figura 3.17. Reducción relativa del crecimiento de los árboles según la abundancia de matas de muérdago en muestras tomadas a distinta altura (ápice, dbh, base) en el sitio C. Se muestran las medias y su error estándar. Valores elevados indican una caída mayor del crecimiento y valores negativos corresponden a crecimientos radiales positivos.

Respecto al crecimiento secundario en los cuatro sitios de estudio intensivo se encontraron diferencias significativas entre años, entre sitios y entre clases de abundancia de muérdago con una importancia decreciente de los tres factores citados (Tabla 3.12.). Las interacciones entre estos tres factores fueron también significativas, especialmente las que consideraban el factor tiempo. Se hallaron diferencias de crecimiento secundario medio entre sitios en función de sus bajos (SA) o altos (PA) niveles de crecimiento medio así como entre las escalas de infección leve-moderada (EH = 1-2) e infección severa (EH = 3). Además, se detectó un cambio significativo de crecimiento a partir de mediados de la década de los 90.

Tabla 3.12. Resumen de los efectos de los factores fijos (sitio de estudio, abundancia de muérdago, tiempo) y sus interacciones sobre el incremento de área basimétrica (periodo 1990-2008) analizados mediante modelos lineares mixtos en los cuatro sitios de estudio intensivo. La última columna muestra los grupos significativamente ($p < 0,05$) diferentes (grupos con letras minúsculas distintas o grupos separados por barras en el caso del tiempo son significativamente diferentes) de factores fijos (sitio, escala EH de abundancia de muérdago, año) basados en las comparaciones por pares de tests HSD de Tukey. Se indica el estadístico F y su probabilidad (p).

Factor	F	p	Test HSD de Tukey
Sitio de estudio (S)	23,93	0,0001	PAa SBb PBbc SAc
Abundancia de muérdago (EH)	13,12	0,0004	EH1a EH2a EH3b
Tiempo (T)	359,72	0,0001	1990-1994 / 1995-2008
S x EH	3,45	0,0181	—
S x T	95,87	0,0001	—
EH x T	105,07	0,0001	—
S x EH x T	7,09	0,0001	—

Gráficamente, se observó una clara divergencia en el crecimiento secundario entre clases de árboles según la abundancia de muérdago a partir de 1994-1995 en los sitios más afectados como SA o PA, manteniendo en general a partir de ese momento un menor crecimiento los pies con mayor abundancia reciente de matas de muérdago (Figs. 3.18. y 3.19.). En el caso del sitio SB, donde la presencia de pinos con abundantes matas fue menor (Fig. 3.1.), no se apreciaron grandes diferencias entre las curvas de crecimiento excepto en los tres últimos años, por lo que se podría afirmar que se trata de una zona en la que el muérdago está proceso de expansión de la planta. La divergencia entre grupos de daños no fue siempre clara ya que las clases de infección moderada (EH = 2) o severa (EH = 3) pueden mostrar un crecimiento similar, como fue el caso del sitio SA, o bien no se detectan divergencias de crecimiento entre las clases de infección moderada y leve (EH = 1) como fue el caso del sitio PB.

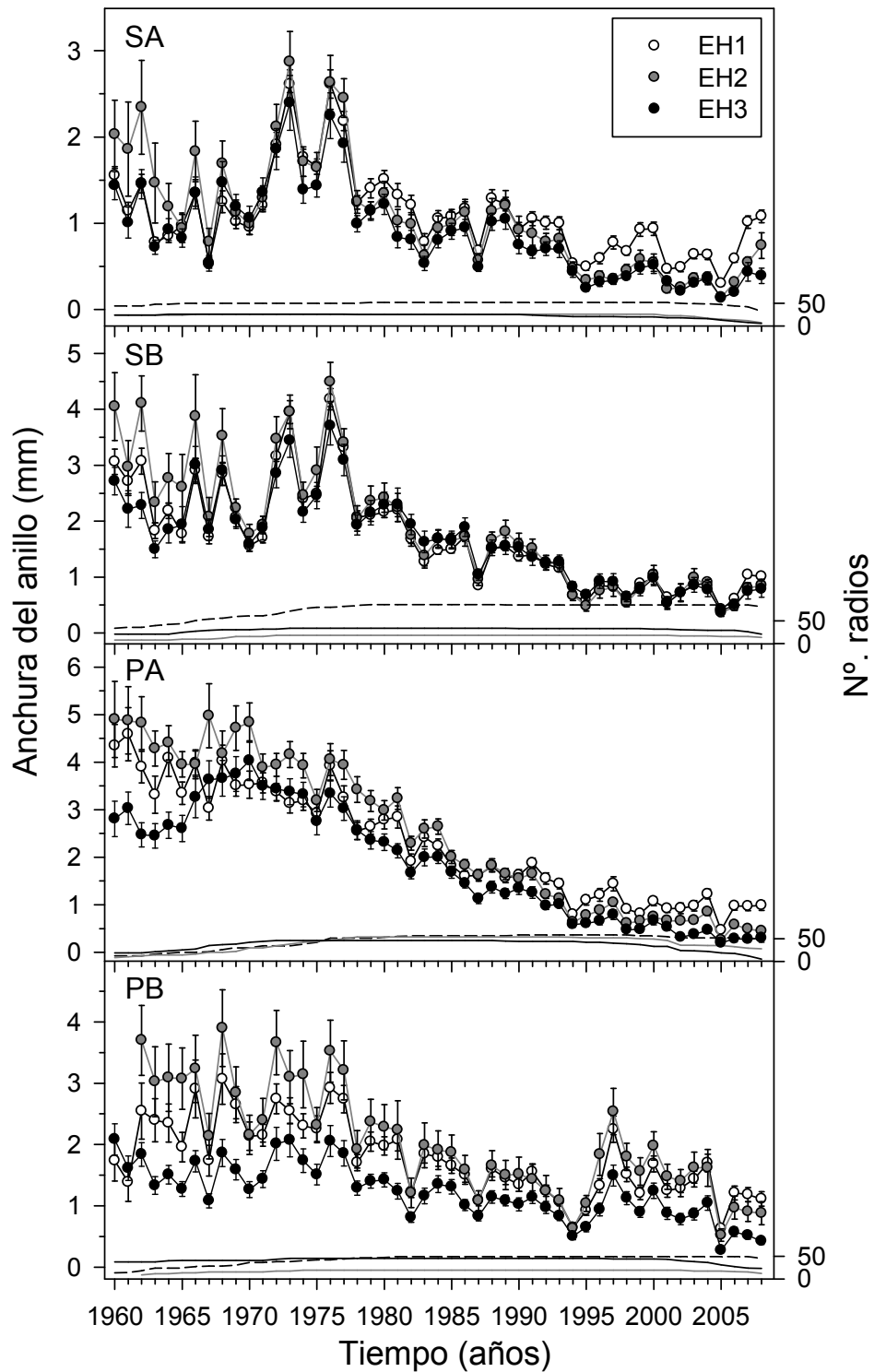


Figura 3.18. Cambios en el crecimiento secundario (anchura del anillo anual de crecimiento) durante el periodo 1960-2008 según los diferentes niveles de abundancia de muérdago (EH1 = ausencia de matas de muérdago o abundancia baja, “infección” leve; EH2 = abundancia moderada de matas a lo largo de la copa, “infección” moderada; EH3 = abundantes matas por toda la copa y el tronco principal, “infección” severa) en los cuatro sitios de estudio (SA, SB, PA y PB). La escala a la derecha indica el número de radios analizados para cada año y clase de daños (EH1, línea discontinua; EH2, línea continua gris; EH3, línea continua negra). Las barras de cada punto muestran el error estándar.

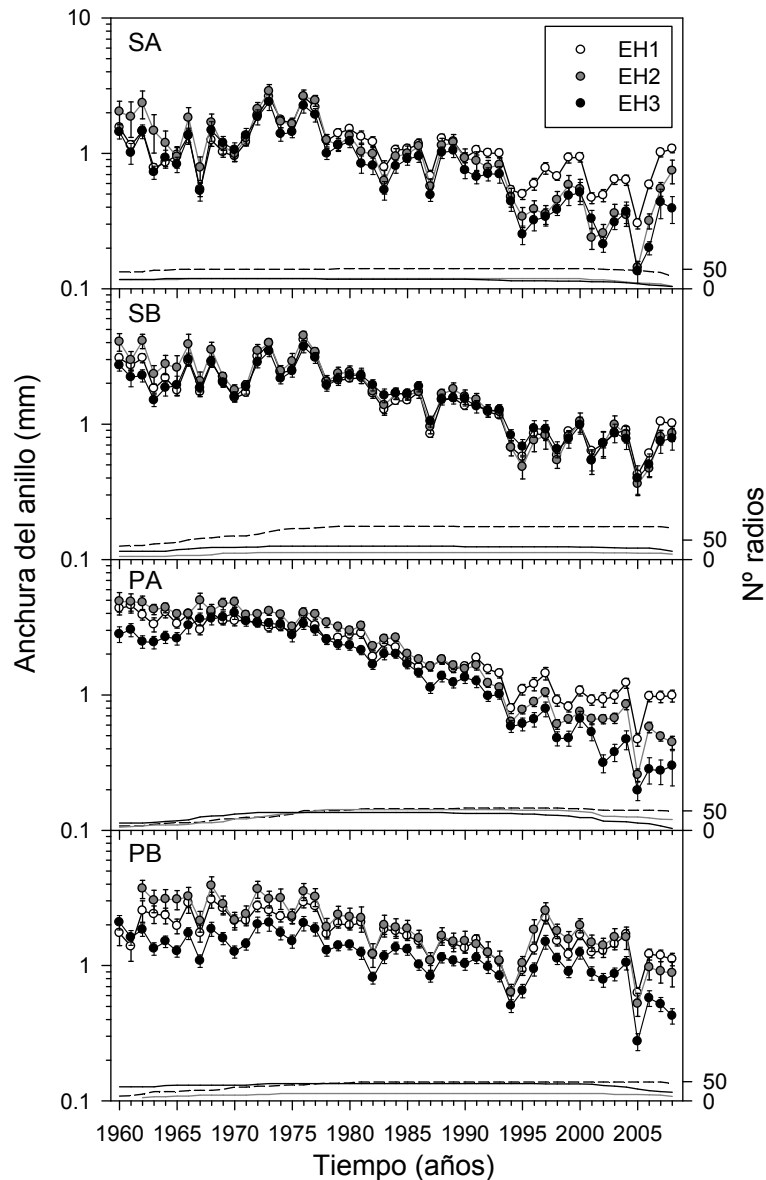


Figura 3.19. Cambios en el crecimiento secundario (logaritmo de la anchura del anillo anual de crecimiento) durante el periodo 1960-2008 según los diferentes niveles de abundancia de muérdago. Resto de símbolos como en la Figura 3.18.

En el caso del incremento de área basimétrica (Fig. 3.20.), una vez extraída la tendencia observada en la anchura del anillo y debida al incremento de área del tronco, se observaron divergencias claras de crecimiento a mediados de los 90 entre las clases de abundancia de muérdago en el sitio PA con mayor presencia de pies infectados (Tabla 3.1.). El incremento de área basimétrica de los pinos con infección moderada del sitio PB a mediados de los 90 puede deberse a tratamiento selvícolas de talas sanitarias que produjeron “liberaciones” de crecimiento radial (Fig. 3.14.). En general, se observó que los pinos que actualmente muestran un alto grado de infección por muérdago, pies en general dominantes, mostraban incrementos de área basimétrica a comienzos de la segunda mitad

del siglo XX superiores o similares a los detectados en árboles sin presencia reciente de muérdago (Fig. 3.20.).

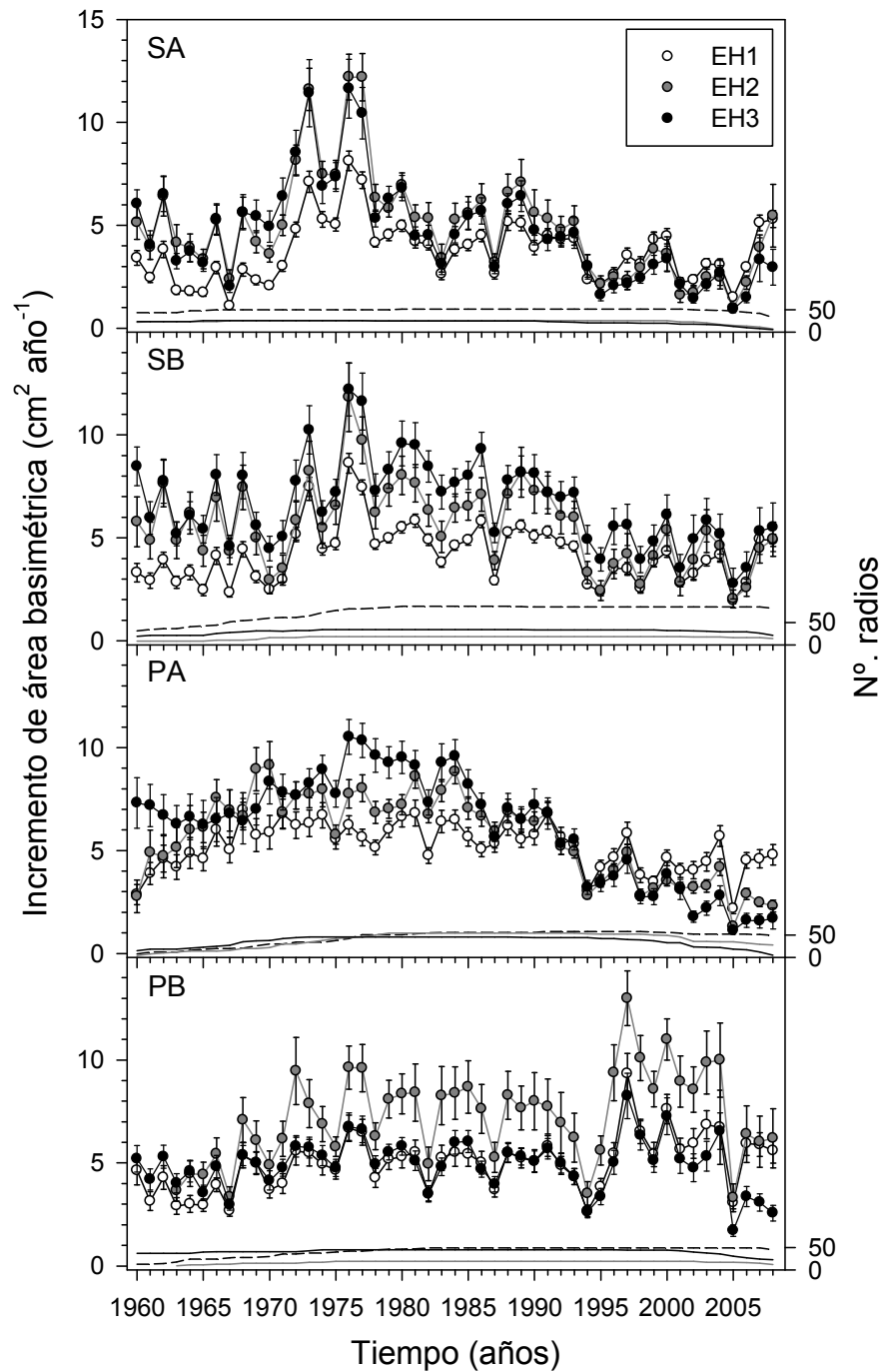


Figura 3.20. Cambios en el crecimiento secundario (incremento de área basimétrica) durante el periodo 1960-2008 según los diferentes niveles de abundancia de muérdago. Resto de símbolos como en la Figura 3.18.

En el sitio C, detectamos patrones de crecimiento similares a los ya descritos con una divergencia de crecimiento entre grupos de pinos según su abundancia de muérdago a partir de mediados y finales de los años 90 y con mayor crecimiento reciente en árboles

con pocas matas de muérdago (Figs. 3.21. y 3.22.). En el caso de las muestra tomadas a 1,3 m y en la base también se detectó un mayor crecimiento medio de los árboles con pocas matas de muérdago a comienzos de los años 80. De nuevo las diferencias entre las clases de daños moderada (EH2) y severa (EH3) no fueron significativas, mientras que los pinos con escasa presencia de muérdago (EH1) mostraron un incremento de área basimétrica reciente (2006-2008) de más del doble que las otras dos clases, siendo estas diferencias más evidentes en las muestras apicales. Destaca que la divergencia de crecimiento entre clases de afección por muérdago fue más patente tras la sequía de 1994-1995 así como la respuesta a la posterior sequía de 2005 que redujo drásticamente y casi anuló la diferencia de crecimiento entre pinos con poco o abundante muérdago.

Finalmente, el incremento de área basimétrica de los tres pinos con abundante muérdago del sito C en los que se describieron la estructura espacial y la demografía de las matas de muérdago mostró valores menores que el crecimiento medio de árboles sin muérdago durante los tres últimos años a partir del año 2005 (Fig. 3.23.), aunque en el pino 3 las divergencias se remontaron a finales de los años 90. Cabe destacar que el pino 1 tiene un diámetro a 1,3 m superior al resto (Tabla 3.8.), lo que concuerda con su mayor crecimiento a comienzos de los años 90. Tanto el pino 1 como el pino 3 correspondían por tanto a árboles dominantes con un crecimiento en el pasado superior a la media.

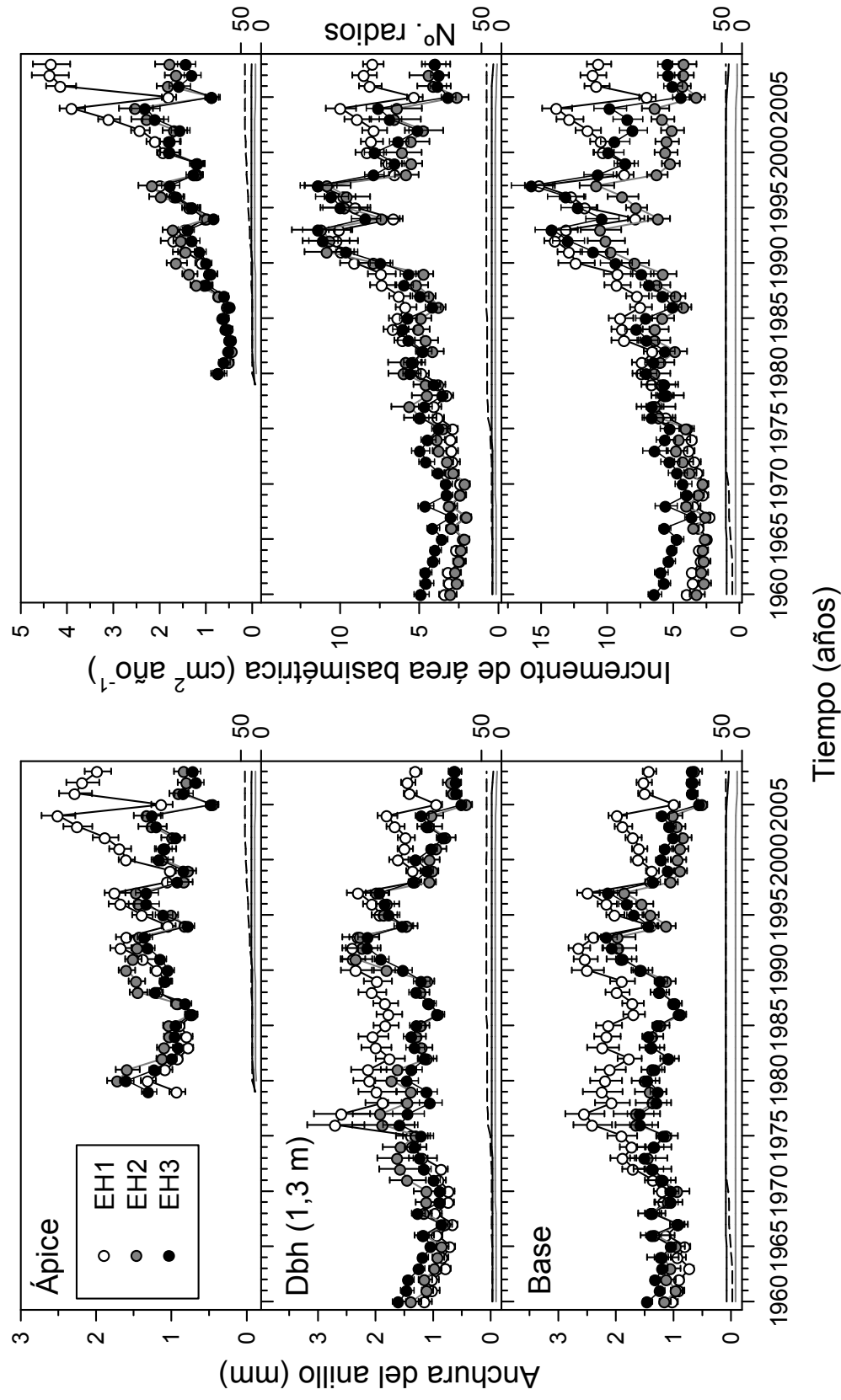


Figura 3.21. Cambios en el crecimiento secundario (anchura del anillo en milímetros e incremento del área basimétrica) durante el periodo 1960-2008 según los diferentes niveles de abundancia de muérdago y la altura de las muestras a lo largo del tronco (ápice, 1,3 m y base) en el sitio C. Resto de símbolos como en la Figura 3.18.

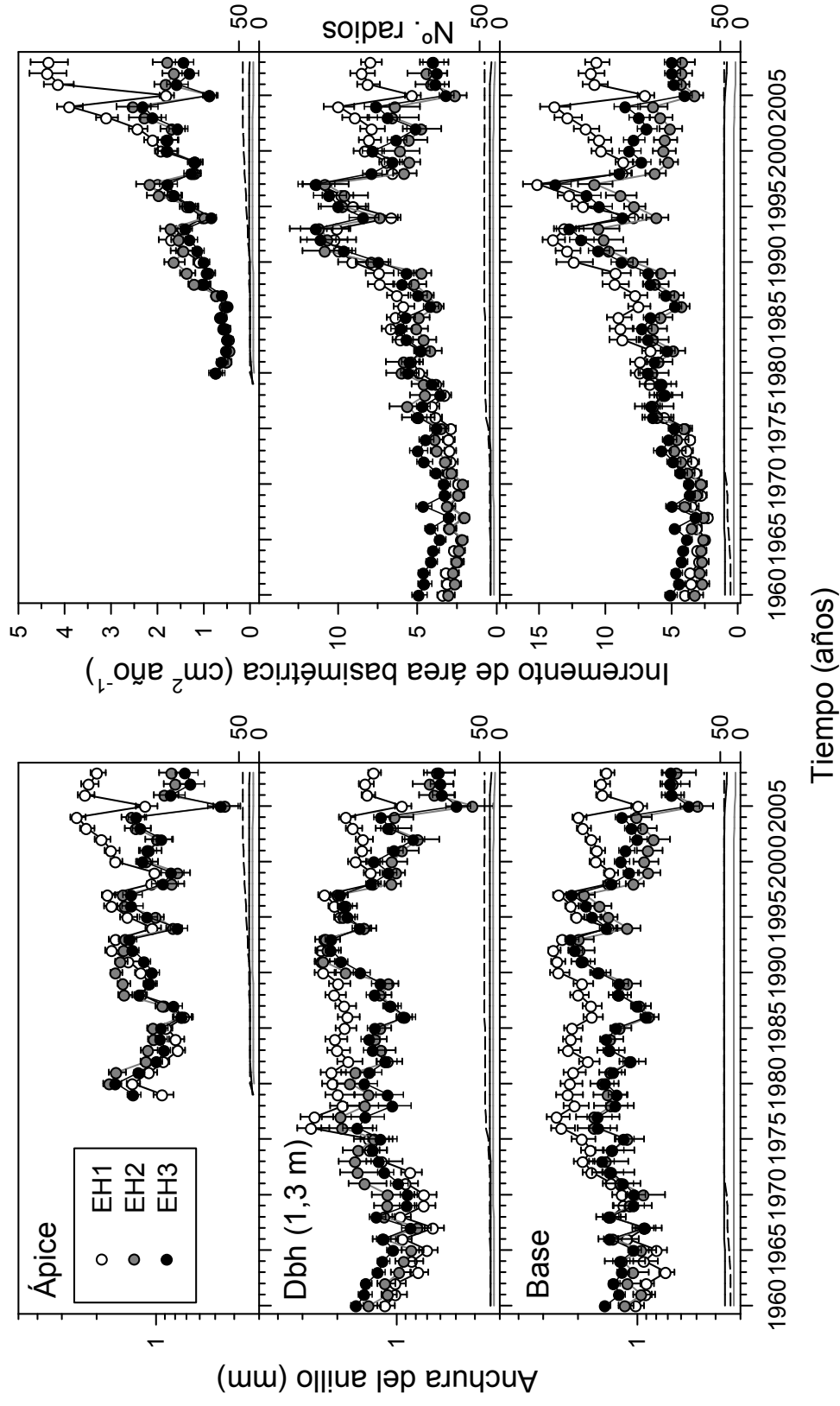


Figura 3.22. Cambios en el crecimiento secundario (logaritmo de la anchura del anillo en milímetros e incremento del área basimétrica) durante el periodo 1960-2008 según los diferentes niveles de abundancia de muérdago. Resto de símbolos como en la Figura 3.18.

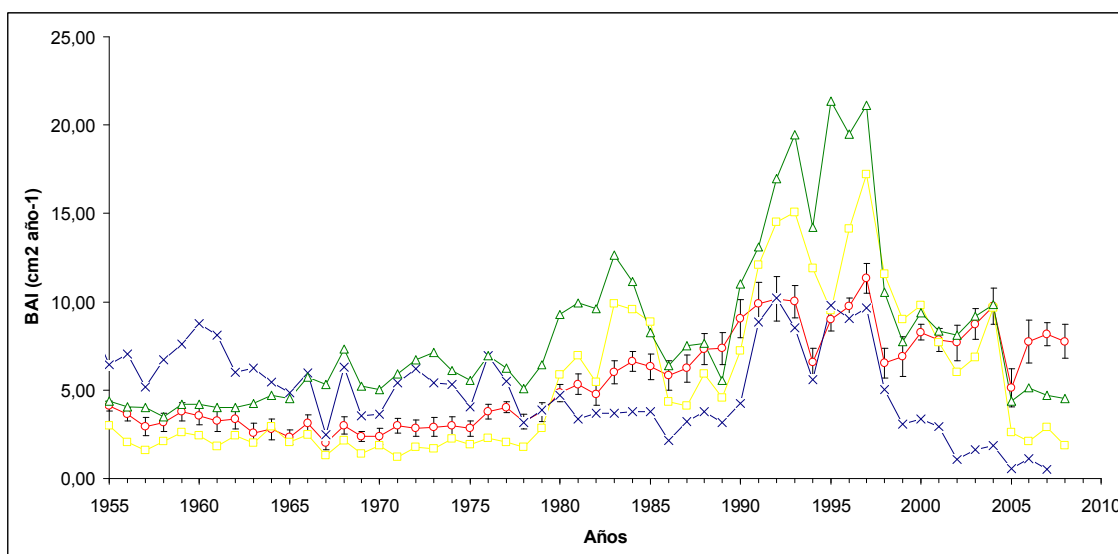


Fig. 3.23. Incremento de área basimétrica (BAI) de los tres pinos (1 –línea verde-, 2 –línea amarilla- y 3 –línea azul) con abundante muérdago en los que se describieron la estructura espacial y la demografía de las matas de muérdago respecto al crecimiento medio y la desviación estándar de pinos sin muérdago (línea roja, $n = 20$).

3.5.3. Relaciones entre crecimiento secundario y clima.

Los estadísticos de las cronologías residuales de crecimiento radial de las parcelas mostraron una anchura media del anillo menor y una sensibilidad media (variación interanual de la anchura de los anillos), desviación estándar, autocorrelación temporal de primer orden y correlación entre árboles mayores en el sitio de estudio SA respecto a los otros tres sitios de estudio intensivo (Tabla 3.13.). Estos resultados concuerdan con los obtenidos con modelos lineares mixtos basados en el incremento de área basimétrica que detectaron un menor crecimiento medio en el sitio SA (Tabla 3.12.). Respecto a las muestras tomadas a distintas alturas en el sitio C la sensibilidad media fue en general mayor a 1,3 m y en el ápice y la autocorrelación menor lo que justifica el uso en dendrocronología de muestras tomadas en esas posiciones ya que parecen ofrecer información más clara que las muestras basales.

En cuanto a las relaciones entre crecimiento radial (cronologías residuales) y clima (temperatura media mensual y precipitación total mensual de la serie regional de Teruel), se encontró un mayor porcentaje de la variabilidad del crecimiento explicada por el clima en los sitios PA y PB (Tabla 3.13.). También se detectó en el sitio C una elevada varianza del crecimiento radial explicable por el clima en las muestras apicales

lo que puede deberse a su mayor sensibilidad climática o al periodo analizado menor en el resto de muestras de alturas inferiores.

En general, el crecimiento radial fue mayor los años con mayor precipitación en mayo y junio, especialmente en los sitios SA y PB. El mismo resultado se observó para las muestras apicales, basales y a 1,3 m del sitio C (Fig. 3.24.). Las temperaturas elevadas durante el verano (julio) del año de formación del anillo se asociaron negativamente con la anchura del anillo, siendo esta relación significativa en los sitios PA y PB y para las muestras del sitio C, indicando una limitación del crecimiento por estrés hídrico asociado a una menor disponibilidad hídrica y una mayor evapotranspiración. Respecto a las relaciones entre crecimiento y variables climáticas del año previo al de formación del anillo, se observaron relaciones negativas y significativas con las precipitaciones de octubre en el sitio SA y con las temperaturas del mismo mes en las muestras tomadas a 1,3 m en el sitio C.

Sólo en el sitio SA, que mostró el menor crecimiento radial medio (Tabla 3.13.), se encontraron diferencias significativas del coeficiente de correlación entre crecimiento y precipitación de mayo entre grupos de árboles en función de la abundancia de muérdago (Fig. 3.25.). También se detectaron diferencias en la respuesta del crecimiento al clima en el caso de las muestras apicales del sitio C. En ambos casos se encontró una mayor dependencia del crecimiento respecto a la precipitación primaveral en los pinos con mayor abundancia reciente de muérdago que en los pinos sin muérdago.

Tabla 3.13. Estadísticos descriptivos de las cronologías residuales y estándar (AR1) de crecimiento radial de los cuatros sitios de estudio intensivo (SA, SB, PA y PB) y de las muestras tomadas a tres alturas en el sitio C (base, 1,3 m y ápice). Abreviaturas: SD, desviación estándar; AR1, autocorrelación de primer orden de las cronologías estándar.

	SA		SB	PA	PB	C		
						Base	1,3 m	Ápice
Periodo total	1900-2008		1901-2008	1889-2008	1935-2008	1914-2008	1929-2008	1968-2008
Número de árboles (radios)	55 (105)		72 (142)	80 (158)	58 (113)	40 (80)	40 (80)	40 (80)
Longitud media de las series (años)	67,5 ± 2,2		48,9 ± 1,6	40,2 ± 1,1	60,3 ± 3,3	72,3 ± 2,9	60,2 ± 2,7	27,1 ± 1,4
Anchura media del anillo (mm)	1,44 ± 0,11		1,81± 0,11	2,07 ± 0,12	1,59 ± 0,10	1,58 ± 0,09	1,64 ± 0,01	1,27 ± 0,05
Sensibilidad media	0,313		0,259	0,174	0,206	0,186	0,198	0,196
SD	0,262		0,217	0,143	0,171	0,168	0,160	0,191
AR1	0,175		0,174	0,169	0,068	0,182	0,141	0,108
Correlación media entre árboles (r_{bar})	0,453		0,390	0,300	0,404	0,494	0,450	0,472
Periodo común ¹	1959-2008		1941-2008	1965-2008	1948-2008	1924-2008	1948-2008	1974-2008
Varianza explicada por el clima ² (%)	28,8		25,8	41,8	38,1	28,0	33,6	54,7

¹Periodo usado en el estudio de las relaciones entre crecimiento y clima ya que a partir del primer año del periodo EPS > 0,85 (EPS, “Expressed population signal”; ver Wigley *et al.* 1984);

²Basado en regresiones lineares múltiples entre los índices de crecimiento residuales del periodo común y variables climáticas mensuales (temperatura media, precipitación total; ver Fig. 3.24.).

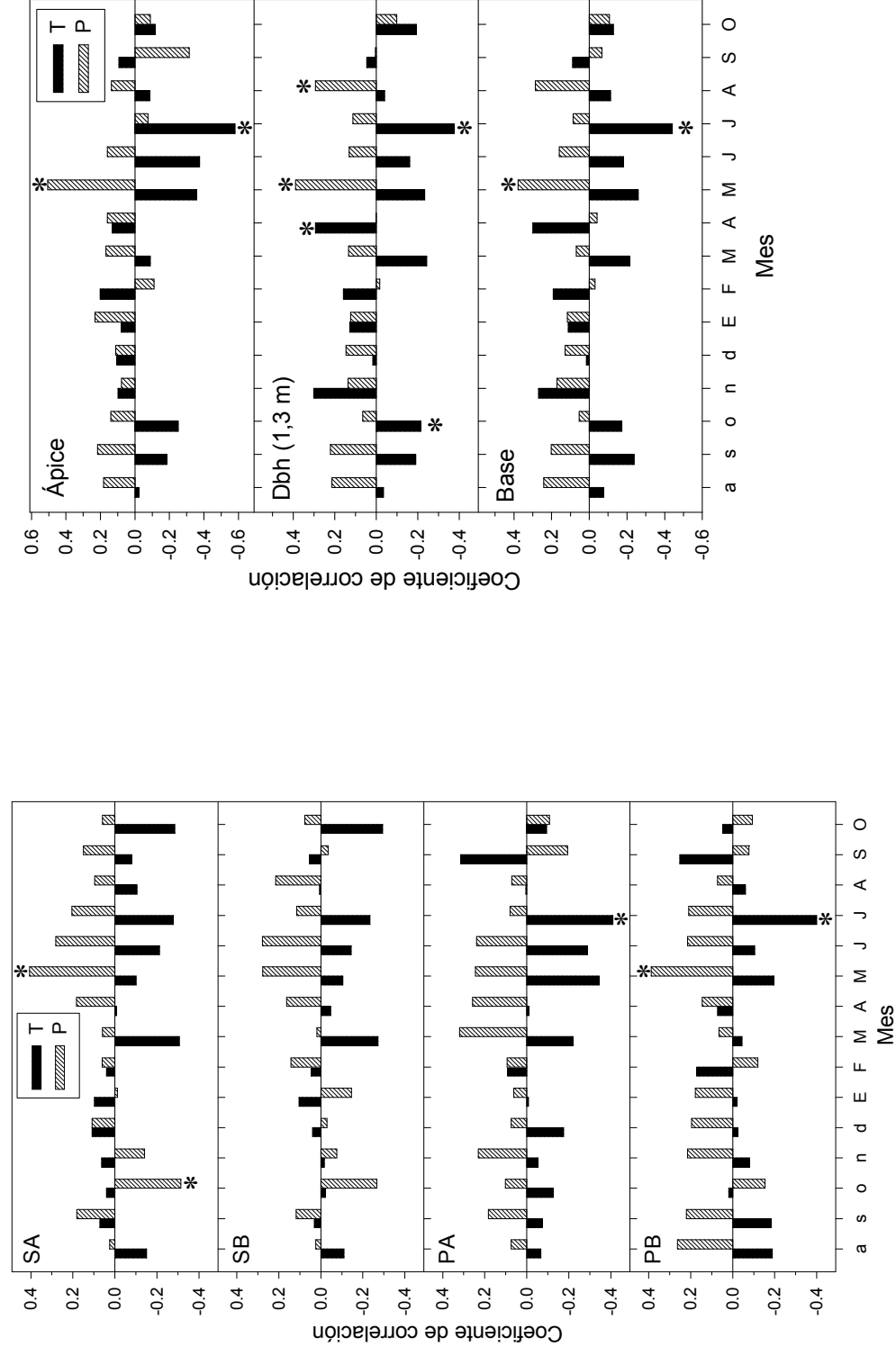


Figura 3.24. Relaciones entre crecimiento (índices residuales) y variables climáticas mensuales (P, precipitación total –barras rayadas–; T, temperatura media –barras negras) en los cuatro sitios de estudio intensivo (SA, SB, PA y PB) y para las muestras tomadas a distinta altura (ápice, 1,3 m y base) del sitio C. Se muestran los coeficientes de correlación entre crecimiento y clima para cada (* $p < 0,05$). Los meses abreviados por letras minúsculas y mayúsculas corresponden al año previo y al año de formación del anillo, respectivamente.

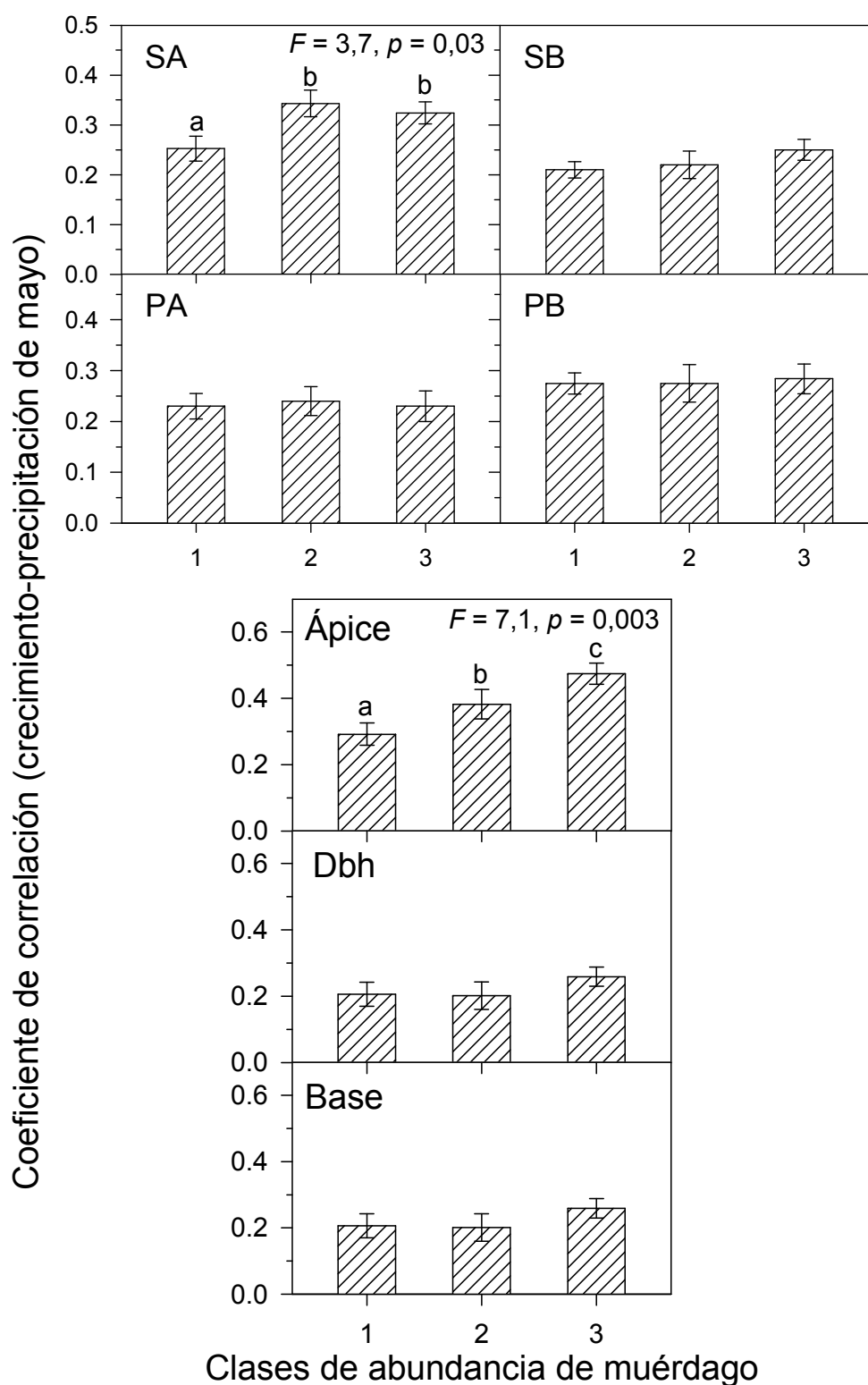


Figura 3.25. Relaciones medias (coeficientes de correlación de Pearson) entre el crecimiento (índices residuales) y la precipitación de mayo del año de formación del anillo para los cuatro sitios de estudio (SA, SB, PA y PB) y para las muestras tomadas a distinta altura (ápice, 1,3 m y base) en el sitio C. Se muestra los estadísticos (F, p) de un análisis de varianza para el sitio SA y los ápices del sitio C en los que se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) del coeficiente de correlación en función de la abundancia de muérdago. Letras diferentes indican valores medios distintos.

4. DISCUSIÓN

4.1. Diferencias entre sitios en los efectos del muérdago sobre el crecimiento.

El factor “sitio” fue tan relevante o más para explicar los cambios en crecimiento radial de los pinos estudiados que la abundancia de matas de muérdago de cada pino (Tabla 3.12.). Los sitios de estudio se caracterizaban por poseer distinta altitud y diferentes crecimientos medios lo que puede condicionar el efecto posterior del muérdago sobre el crecimiento. Por ejemplo, la zona de muestreo de menor altitud del Solano de la Vega (SB) presentó un menor grado de afección que el resto de las zonas, indicando quizás un proceso de colonización del muérdago más reciente, acorde también con el menor tamaño medio de los árboles en este sitio (Tablas 3.1. y 3.2.). La suposición sobre la colonización reciente por muérdago de esta zona está de acuerdo con los resultados dendrocronológicos que indican un declive en el crecimiento de los árboles con abundante muérdago en los últimos tres años tras la sequía severa del año 2005 (Fig. 3.18.). Por tanto las diferencias locales climáticas y de crecimiento entre sitios pueden afectar la colonización posterior por muérdago ya que la frecuencia de árboles con abundante muérdago ($EH = 2-3$) era mayor en sitios con mayor crecimiento radial previo como el caso del sitio alto (PA) del Puerto de Gúdar (Tabla 3.13.). Incluso la sensibilidad del crecimiento posterior a la colonización del muérdago variaba entre sitios ya que los sitios con menor abundancia de muérdago mostraron el menor porcentaje (SB, 18,8 %; PB, 30,0 %) de árboles con mucho muérdago y sin crecimiento reciente (que pueden considerarse muertos) frente a sitios con elevados grados de afección que mostraron los mayores porcentajes de árboles muertos con mucho muérdago y sin crecimiento en los últimos años (PA, 80 %; SA, 66, 7 %).

El muérdago es una especie muy sensible a las temperaturas mínimas absolutas invernales (Zuber 2004), que condicionan su distribución y, según algunos autores, el contexto actual de calentamiento global podría favorecer la expansión latitudinal o altitudinal del muérdago (Jeffree y Jeffree 1996, Dobbertin *et al.* 2005). En este estudio no evaluamos esta hipótesis ya que se muestrearon principalmente zonas con orientación S-SE sobre suelos pedregosos de escasa profundidad, que son las que mayor grado de abundancia suelen mostrar en el área de estudio, y sometidas a niveles contrastados de estrés hídrico tal y como muestran las relaciones entre crecimiento y clima (Fig. 3.24.). Además se trataba de bosques abiertos en las que las copas rara vez solapan lo que favorece la existencia de elevados niveles de radiación que favorecen la

expansión de plantas poco tolerantes a la sombra como el muérdago. En otros estudios desarrollados sobre muérdagos y abetos en Grecia también citan importantes mortalidades e infecciones de abeto en orientaciones sur y este sobre suelos pedregosos con baja disponibilidad hídrica (Tsopelas *et al.* 2004).

Los resultados presentados indicaban en general que los árboles de mayor diámetro eran más proclives a albergar poblaciones mayores de muérdago que árboles con menor crecimiento radial acumulado (Fig. 3.3). Este resultado parece paradójico ya que los árboles con abundante muérdago mostraron siempre un declive en el crecimiento radial reciente, que en algunos casos se remontaba 15 años atrás (p. ej. en PA), y una mayor defoliación de la copa. La predisposición de árboles con tronco más grueso a ser más aptos para albergar poblaciones de muérdago puede deberse al menos a dos factores diferentes. En primer lugar, podría tratarse de árboles dominantes de mayor crecimiento radial y en altura. Dado que el fruto del muérdago es consumido en invierno y dispersado por aves migratorias, *Turdus viscivorus* L. principalmente (Ashmole, 1961), podría producirse una dispersión selectiva sobre árboles altos dominantes que sirvieran como zonas preferenciales de posado y dispersión. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas de alturas dentro de cada sitio entre grupos de árboles según la abundancia de muérdago ya que se trataba en general de poblaciones regulares con alturas similares. En segundo lugar, los árboles de mayor crecimiento radial podrían considerarse huéspedes en óptimas condiciones de crecimiento, ya sea por causas abióticas o genéticas, con copas más amplias que actuarían como receptores prioritarios de más semillas de muérdago y permitirían el desarrollo de poblaciones de matas de muérdago abundantes. Esta última idea estaría apoyada por los datos de este estudio (Tabla 3.3.) y por varios trabajos que han mostrado la importancia que juegan las aves como vectores de dispersión de varias especies de muérdago a escala de rodal y de paisaje (Martínez del Río *et al.* 1996, Noetzli *et al.* 2004). Estas conclusiones son corroboradas por otros trabajos que demuestran el efecto atractivo de “percha” de ciertos grupos de árboles dominantes o sobre las aves (Vallauri, 1998). El efecto atractor de estos árboles dominantes de copas amplias explicaría los patrones espaciales agregados de los árboles con abundante muérdago encontrados en este trabajo (Tabla 3.7.) a pequeña (SB, 2 m) y media escala (PB, 8 m) y la separación espacial entre árboles con abundante muérdago y árboles sin matas de muérdago. Resultados similares de agregación de árboles con elevados niveles de invasión por otras especies de muérdagos han sido encontrados para parcelas

mayores de 1 ha (Reich *et al.* 1991, Shaw *et al.* 2005), lo que sugiere ampliar las parcelas de estudio en trabajos futuros a tamaños entre 0,5 y 1 ha. En resumen, los árboles que actualmente albergan una gran cantidad de muérdago tenían un crecimiento secundario pasado superior al presentado por los árboles sin matas de muérdago en la actualidad (Fig. 3.20.), ya que son árboles dominantes, que suelen estar agregados en el espacio, y con copas grandes cuya proyección horizontal es mayor que en el caso de árboles sin muérdago a pesar de mostrar mayores niveles de defoliación (menor frondosidad) como consecuencia del declive reciente de crecimiento condicionado por la planta hemiparásita.

La mayor defoliación reciente y la menor proporción de área del xilema ocupada por albura de los pinos con más muérdago son indicativos claros de pérdida de vigor ya señalados por otros autores (Meinzer *et al.* 2004, Dobbertin y Rigling 2006), posiblemente relacionados con un mayor estrés hídrico inducido por el muérdago (Sala *et al.* 2001). El muérdago puede provocar cierto estrés hídrico al pino huésped cuyos efectos sobre el crecimiento podrían ser más acusados en periodos de baja disponibilidad hídrica (sequías) conduciendo a una disminución del vigor del árbol asociada a la caída prematura de las acículas. La defoliación progresiva asociada a un aumento del tamaño de la población del muérdago conduciría a un incremento de la luz disponible dentro de la copa lo que favorece el crecimiento del muérdago y su expansión ya que es una especie intolerante a la sombra (Zuber 2004). La pérdida de frondosidad de la copa estaba asociada con el declive reciente de crecimiento secundario evidenciado por la caída del incremento de área basimétrica en los últimos años tal y como muestra su menor valor relativo (Fig. 3.3.). El periodo de divergencia del crecimiento radial entre árboles con poco muérdago o con abundantes matas de muérdago se remontaba hasta 15 años atrás en los sitios con mayor número de árboles con abundante muérdago (p. ej. PA) o hasta 3 años atrás en sitios con pocos árboles afectados (p. ej. SB) (Fig. 3.19.). En general el declive del crecimiento radial reciente en árboles muy afectados es próximo al 40 % respecto a árboles del mismo sitio pero sin matas de muérdago y no se encontró efecto alguno de la competencia intraespecífica sobre el declive de crecimiento asociado a la presencia del muérdago. Resultados similares con pérdidas próximas al 36 % se han encontrado en otras especies de muérdago y de conífera por Shaw *et al.* (2008). Sin embargo, tanto estos autores como este estudio han demostrado que existen grandes diferencias entre sitios a la hora de detectar el declive de crecimiento asociado a la presencia de muérdago. En este trabajo

se ha mostrado que el declive de crecimiento radial en árboles con abundante muérdago respecto a árboles sin muérdago fue más patente en sitios a mayor altitud (SA, PA), posiblemente sometidos a mayor estrés hídrico, y en sitio con una colonización más activa por parte del muérdago (PA, PB). Además, se ha puesto de manifiesto que las escalas semicuantitativas usadas (Geils y Hawksworth 2002), el tipo de muestras de madera estudiadas (las apicales suelen ofrecer una mayor sensibilidad a la presencia de muérdago) y el contexto temporal son factores metodológicos críticos para detectar este efecto ya que, en general, sólo encontramos un crecimiento radial significativamente menor desde 1995 (últimos 14 años) en el caso de los árboles con abundantes matas de muérdago a lo largo de toda la copa respecto al resto de árboles (Tabla 3.12.).

4.2. La población de muérdago a escala árbol.

El estudio de las poblaciones de muérdago presentes en algunos pies con abundantes matas (se contaron hasta 826 individuos en un solo pino) reveló una distribución espacial tridimensional muy agregada con grupos de matas de radio medio entre 0,6 y 0,8 metros más abundantes en la zona apical y a menos de 1,5 m de distancia del tronco principal (Figs. 3.7., 3.8. y 3.9.). Dado que la conductividad hidráulica puede disminuir al ascender y al alejarnos del tronco principal, la posición preferencial de las matas en la zona alta y cerca del tronco les aseguraría el acceso a los recursos hídricos del árbol así como una mayor estabilidad mecánica. La agregación siempre fue mayor para las matas jóvenes que para las viejas sugiriendo la dinámica de la expansión de la población a nivel de copa. Dicha expansión estaba marcada por una mayor edad media de las matas al ascender en altura lo que concuerda con la dispersión por aves que depositarían las primeras semillas en la zona apical de la copa desde donde las semillas del muérdago se dispersarían por gravedad formando los agregados ya descritos (Zuber 2004). Además, se encontraron grupos de matas de edad similar con un tamaño entre de 1 y 2 m de radio (Fig. 3.10.). Estos resultados concuerdan con los de otros estudios del muérdago que indicaban que la distribución del muérdago en el interior del árbol era muy agregada, se concentraba en el tercio superior de la copa y cerca del tronco principal y se caracterizaba por una infección inicial en la zona apical (Overton 1996, Vallauri 1998).

Respecto a la dinámica poblacional del muérdago, en todos los casos la distribución de edades fue exponencial, indicando una expansión poblacional rápida a nivel de copa, y se detectaron diferencias demográficas relacionadas con el nivel de

abundancia de muérdago (Fig. 3. 11.). Se muestrearon matas con edades estimadas entre 1 y 22 años que están de acuerdo con la edad máxima de 25 años descrita para el muérdago (Zuber 2004). Destacaba la mayor abundancia de matas de lo predicho por el modelo exponencial, con edades entre 1-3 años y 9-16 años, siendo menos abundantes las matas con edades intermedias entre 4 y 5 años (Fig. 3.11.). Pese a que este patrón poblacional de tipo exponencial ya se ha descrito por otros autores (Noetzli *et al.* 2004) no se ha prestado suficiente atención a los dos grupos más abundantes de matas jóvenes y maduras. Los resultados presentados sugieren que la expansión dentro de la copa de las matas jóvenes (1-3 años) estaría inducida por la propia dinámica poblacional a nivel de árbol y por la biología de la especie ya que el muérdago comienza a producir frutos a partir de los 4-5 años (Zuber 2004). Por tanto, una vez alcanzada esta edad, como sucede en el caso de las abundantes matas maduras de 9-16 años, dichas matas producirían semillas que se dispersarían dentro de la propia copa y desencadenarían la fase exponencial.

4.3. Interacciones entre las sequías y el muérdago y efectos sobre el crecimiento.

Se ha mostrado que en uno de los sitios más afectados (SA) el crecimiento de los árboles con más abundancia de muérdago fue más dependiente de la precipitación de mayo que en el caso de árboles con pocas o ninguna mata de muérdago. Una respuesta similar se encontró en el sitio donde se habían tomado rodajas a distintas alturas pero dicha respuesta sólo fue significativa para el crecimiento secundario de los ápices, donde las poblaciones de muérdago suelen comenzar su expansión a lo largo de la copa del árbol. Si continúan ascendiendo las temperaturas como predicen la mayor parte de los modelos climáticos (IPCC 2007), es previsible un aumento de la evapotranspiración y del estrés hídrico. Por tanto, este calentamiento global y una mayor frecuencia de sequías extremas podrían contribuir a un declive en el crecimiento radial de las poblaciones de pino silvestre en la Sierra de Gúdar, que forman parte de las masas continuas más meridionales de la especie. Dicho decaimiento climáticamente inducido podría interaccionar con los efectos derivados de la presencia del muérdago en aquellos árboles con mayor abundancia de la hemiparásita y en aquellos sitios sometidos a mayor estrés hídrico como las solanas o zonas con escasa profundidad de suelo. Los resultados presentados indican que, tras sequías severas como las de 1994-1995 y 2005, la divergencia del crecimiento entre árboles con mucho muérdago y árboles sin muérdago se hizo más patente que en periodos previos bajo condiciones climáticas más favorables

(Figs. 3.18., 3.19., 3.20., 3.21. y 3.22., 3.23.). La aproximación dendrocronológica ha permitido detectar estos puntos de inflexión en las series de crecimiento secundario así como datar eventos de mortalidad que fueron mayores en los sitios y árboles con mayor abundancia de muérdago. Teniendo en cuenta que el muérdago extrae el agua y los nutrientes que necesita de la planta huésped (Meinzer *et al.* 2004) y que el crecimiento de los pinos estudiados depende en gran medida de la precipitación primaveral, es esperable que las sequías extremas generen suficiente estrés hídrico como para desencadenar un decaimiento pronunciado, muy evidente en la zona apical, que conduzca a la pérdida de vigor y a la mortalidad preferencias de los pinos con mayor número de matas de muérdago. En este sentido, algunos estudios han cuantificado tasas elevadas de mortalidad de diversas especies de coníferas afectadas por muérdago tras episodios de sequías extremas (Tsopelas *et al.* 2004, Dobbertin y Rigling 2006).

4.4. Medidas de gestión.

Los resultados de este estudio muestran como el muérdago es una planta causante de efectos perjudiciales sobre sus huéspedes cuando el tamaño poblacional sobre el árbol es elevado. Por otro lado, las sequías se muestran como un factor adicional que contribuye a disminuir el crecimiento y aumentar la mortalidad en individuos de *P. sylvestris* con abundante muérdago en la Sierra de Gúdar. Los datos presentados sugieren que la población de muérdago ejerce efectos negativos y apreciables sobre el crecimiento radial del pino a partir de los primeros 8-10 años de colonización. Por lo tanto, las actuaciones silvícolas para prevenir este declive de crecimiento deberían ir dirigidas a frenar este periodo inicial de expansión por ejemplo mediante la eliminación mecánica de las matas maduras de muérdago, que suelen ser abundantes en el ápice de la copa y cerca de su tronco principal. Es prudente considerar además la viabilidad económica de estas medidas. Algunos estudios sugieren la posibilidad de crear un mercado estable de venta del muérdago como adorno navideño para posibilitar económicamente algunas de estas actuaciones (Tsopelas *et al.* 2004). Otras posibles medidas con mejores perspectivas económicas consistirían en eliminar los pies con mayor abundancia de muérdago, que pudieran actuar de focos de dispersión, o en dirigir las vías de dispersión del muérdago atrayendo a las aves (p.ej. zorzales) hacia zonas donde los recursos alimenticios y el agua estén asegurados (lagunas, poblaciones de arbustos con frutos invernales, colocación de “perchas” para el posado de aves, etc.). En todo caso no debe obviarse el valor ecológico del muérdago

como fuente de alimento invernal para muchas aves frugívoras que también dispersan y propagan otras especies leñosas mediterráneas de gran valor paisajístico o como fuente de diversidad.

5. CONCLUSIONES

1. Los árboles con mayor abundancia de muérdago mostraron mayores diámetros de tronco y copa, menor frondosidad y un menor crecimiento secundario reciente en el periodo 1995-2008 que los árboles con poco muérdago. En general, los árboles con abundante muérdago suelen aparecer agregados y en zonas distintas de los que presentan pocas matas de muérdago.
2. Las matas de muérdago forman agregados compactos dentro de la copa y son más abundantes y viejas en las zonas apicales y próximas al tronco principal. La distribución de edades de las matas a nivel de árbol se ajusta a un modelo exponencial, presentando abundantes matas jóvenes, con edades entre 1 y 3 años, y maduras, con edades entre 10 y 14 años.
3. Los árboles con abundantes matas de muérdago muestran un menor crecimiento primario y secundario reciente con un descenso próximo al 40 % respecto a árboles del mismo sitio sin muérdago.
4. Los análisis dendrocronológicos demostraron cómo el declive en el crecimiento reciente aumenta a mayor abundancia de matas de muérdago. Sin embargo, este declive está muy determinado por las condiciones locales abióticas y de crecimiento y por la dinámica del muérdago. La divergencia del crecimiento entre árboles con mucho o poco muérdago se remontaba desde 3 hasta 15 años atrás. El crecimiento radial de *P. sylvestris* en la Sierra de Gúdar se vió favorecido por las precipitaciones de mayo y junio. En el caso de algún sitio de estudio y tipo de muestra (ápices) el crecimiento de los árboles con más abundancia de muérdago fue más dependiente de la precipitación de mayo que el de árboles sin muérdago. Sitios y periodos con mayor estrés hídrico debidos a condiciones locales (topografía, altitud, orientación, suelo) o a la sucesión de sequías severas constituyen un factor adicional que fomenta la caída de crecimiento radial inducida por la expansión de muérdago a nivel de árbol. La interacción del estrés hídrico y de la abundancia de muérdago pueden contribuir a la mortalidad de *P. sylvestris* ya que el 49 % de los árboles con numerosas matas de muérdago han dejado de crecer, y se consideraron muertos, frente al 12 % de los árboles sin muérdago.

Los principales resultados obtenidos se han resumido en la siguiente figura (Fig. 5.1.).

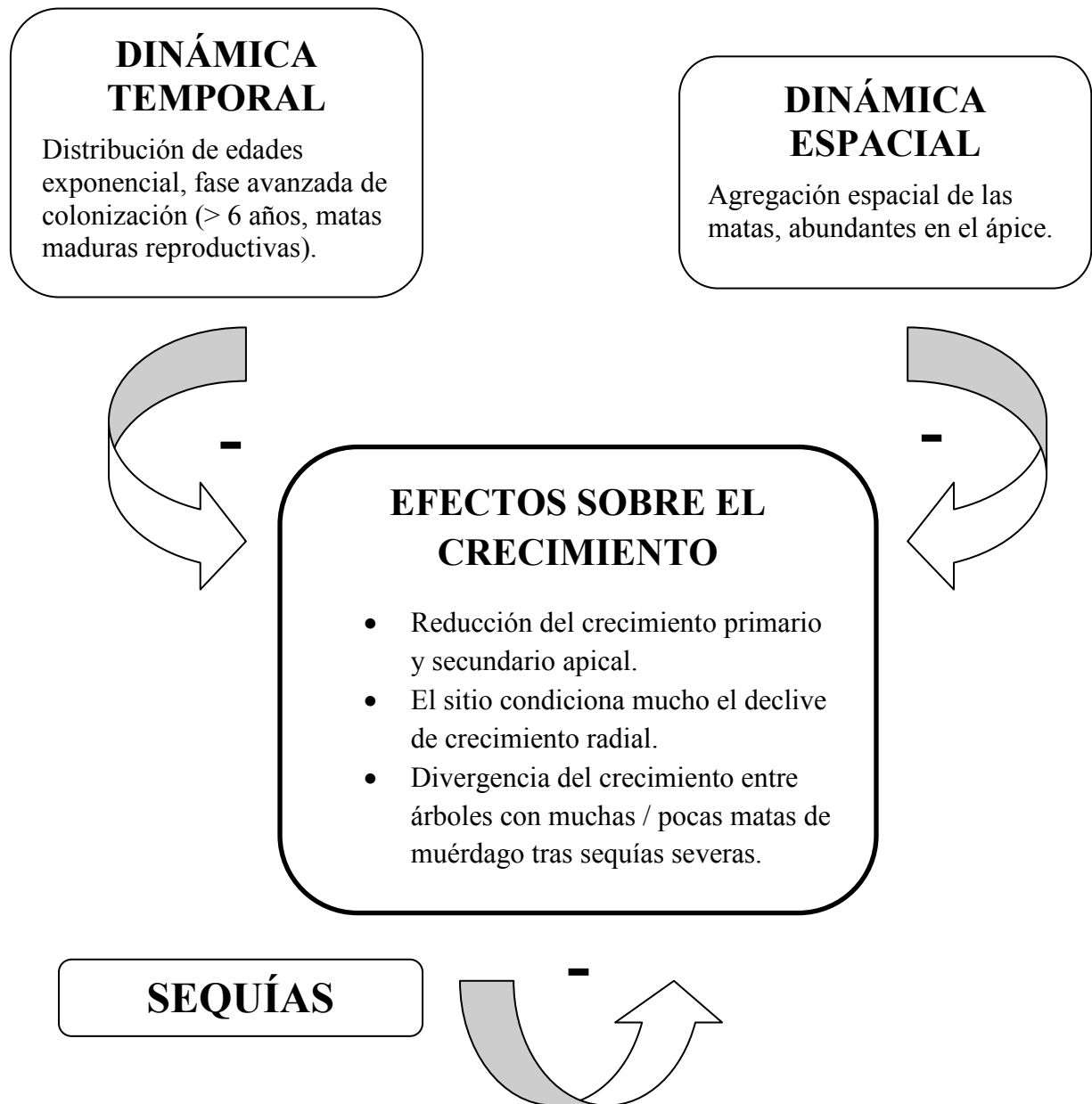


Figura 5.1. Esquema conceptual de los principales resultados obtenidos acerca de la dinámica del muérdago y de sus efectos sobre el crecimiento de *P. sylvestris* en relación a las sequías.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Ashmole, M. J. 1961. The migration of European thrushes: A comparative study based on ringing recoveries. *Ibis* 104: 314–346.
- Barney, C.W., Hawksworth, F.G., Geils, B.W. 1998. Hosts of *Viscum album*. *Eur. J. For. Path.* 28: 187–208.
- Bigler, C., Bugmann, H. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Can J For Res* 33: 210–221.
- Biondi, F. & Waikul, K. 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences* 30: 303–311.
- Budhathoki, C.B., Lynch, T.B., Guldin, J.M. 2008. Nonlinear mixed modeling of basal area growth for shortleaf pine. *For. Ecol. Manage.* 255: 3440–3446.
- Camarero, J.J., Lloret, F., Corcuera, L., Peñuelas, J. & Gil-Pelegrín, E. 2004. Cambio global y decaimiento del bosque. *En: Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, Valladares, F. (ed.). MMA, Madrid, pp. 397–423.
- Ceballos, L. & Ruiz de la Torre, J. 1979. *Árboles y Arbustos de la España Peninsular*. ETSIM, Madrid.
- Clifford, P., Richardson, S. & Hémon, D. 1989. Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 45: 123–134.
- Cook, E.R. 1985. A time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph.D. Thesis, The University of Arizona, Tucson.
- Cook, E.R. & Peters, K., 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bull.* 41: 45–53.
- Daniels, R.F. 1976. Simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth. *For. Sci.* 22: 454–456.
- Diggle, P.J. 2003. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. 2nd ed. Arnold, Londres, Reino Unido.
- Dobbertin, M., Rebetez, M., Wohlgemuth, T., 2005. The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) in Switzerland- the result of climate warming? *Int. J. Biomet.* 50: 40–47.
- Dobbertin, M., Rigling, A., 2006. Pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland. *For. Path.* 36: 309–322.
- Duchesne, L., Ouimet, R. & Houle, D. 2002. Basal area growth of sugar maple in relation to acid deposition, stand health, and soil nutrients. *J. Env. Qual.* 31: 1676–1683.
- Dutilleul, P. 1993. Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49: 305–314.
- Eglen, S.J., Lofgreen, D.D., Raven, M.A. & Reese, B.E. 2008. Analysis of spatial relationships in three dimensions: tools for the study of nerve cell patterning. *BMC Neuroscience* 9:68.
- Frich, P., Alexander, L.V., Della-Marta, P., Gleason, P., Haylock, M., Klein Tank, A.M.G. & Peterson, T. 2002. Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Clim Res.* 19: 193–212.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Geils, B. W., & Hawksworth, F. G. 2002. Damage, effects, and importance of dwarf mistletoes. *En: Mistletoes of North American Conifers*, Geils, B. W., Cibrian-Tovar J., Moody B. (tech. cords). Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98. Ogden, UT: USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 57–65.
- Guiot, J. 1990. Methods of calibration. *En: Methods of dendrochronology: Application to Environmental Sciences*, Cook E. & Kairiukstis L. (eds.). Kluwer, Dordrecht, pp. 165–178.
- Hawksworth, F.G., 1977. The 6-class dwarf mistletoe rating system. General Technical Report RM-48 Rocky Mountain forest and Range Experiment Station. USDA Fores Service, 7 pp.
- Hawksworth, F.G., and Wiens, D. 1996. Dwarf mistletoes: biology, pathology, and systematics. U. S. Dep. Agric. Agric. Handb. 709.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43: 69–78.

- Holmes, R.L. 1994. *Dendrochronology Program Library*. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 996 pp.
- Jeffree, C. & Jeffree, E., 1996. Redistribution of the potencial geographical ranges of mistletoe and Colorado beetle in Europe in response to the temeperature component of climate change. *Funct. Ecol.* 10: 562–577.
- Legendre, L. & Legendre, P. 1998. *Numerical Ecology: Developments in Environmental Modelling*. Elsevier, New York.
- Logan, B.A., Huhn, E.R. & Tissue, D.T. 2002. Photosynthetic characteristics of eastern dwarf mistletoe (*Arceuthobium pusillum* Peck) and its effects on needles of host white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss). *Plant Biol.* 4: 740–745.
- Manion, P.D. 1981. *Tree Disease Concepts*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. 409 pp.
- Marshall, J.D. & Ehleringer, J.R. Are xylem-tapping mistletoes partially heterotrophic? *Oecologia* 84: 244–248.
- Martínez del Río, C., Silva, A., Medel, R. & Hourdequin, M. 1996. Seed dispersers as disease vectors: bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology* 77: 912–921.
- Martínez-Vilalta, J. & Piñol, J. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *For. Ecol. Manage.* 161: 247–256.
- Meinzer, F. C., Woodruff, D. R. & Shaw D. C., 2004. Integrated responses of hydraulic architecture, water and carbon relations of western hemlock to dwarf mistletoe infection. *Plant, Cell Env.* 27: 937–946.
- Møller J., Waagepetersen R. 2003. *Statistical Inference and Simulation for Spatial Point Processes*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, USA.
- Monserud, R.A. 1986. Time-series analyses of tree-ring chronologies. *For. Sci.* 32: 349–372.
- Montoya, R., Sánchez, G., Fernández, J., & Noriega, A. B. 2002. *La salud de los montes en los Parques Nacionales y Centros Forestales: Una guía para el visitante*. Ed. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, M.M.A., Madrid, España. 532 pp.
- Muir, J. A. & Moody B. 2002. *Dwarf Mistletoe Surveys. En: Mistletoes of North American Conifers*, Geils, B. W., Cibrian-Tovar J., Moody B. (tech. cords). Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98. Ogden, UT: USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 67–73.
- Noetzli, K. P., Müller, B., Sieber, T. N. 2004. Impact of population dynamics of white mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on European silver fir (*Abies alba*). *Ann. For. Sci.* 60: 773–779.
- Nowacki, G.J. & Abrams, M.D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecol. Monogr.* 67: 225–249.
- Overton J. McC. 1996. Spatial autocorrelation and dispersal in mistletoes: field and simulation results. *Vegetatio* 125: 83–98.
- Peña Monné, J.L., Cuadrat Prats J.M. & Sánchez Fabre, M. 2002. *El clima de la provincia de Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses, Teruel.
- Peñalba, M.C. 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *J. Ecol.* 82: 815–832.
- Pitarch García, R. 2002. *Estudio de la flora y vegetación de las sierras orientales del Sistema Ibérico*. Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón, Zaragoza.
- Reich, R.M., Mielke, P.W. & Hawksworth, F. G. 1991. Spatial analysis of ponderosa pine trees infected with dwarf mistletoe. *Can. J. For. Res.* 21: 1808–1815.
- Richardson, D.M. & Rundel, P.W. 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. *En: Ecology and Biogeography of Pinus*, Richardson, D.M. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3–46.
- Rosenberg, M. S. 2001. *PASSAGE. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis*. Version 1.0. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ, USA.
- Sala, A., Carey, E.V., Callaway R.M. 2001. Dwarf mistletoe affects whole-tree water relations of Douglas fir and western larch primarily through changes in leaf to sapwood ratios. *Oecologia* 126: 42–52.
- Schweingruber, F.H. 1996. *Tree Rings and Environment: Dendroecology*. WSL-Haupt, Bern.

- Shaw D.C. & Weiss S.B. 2000. Canopy light and the distribution of hemlock dwarf mistletoe (*Arceuthobium tsugense* (Rosendahl) G.N. Jones ssp. *tsugense*) aerial shoots in an old growth Douglas-fir/western hemlock forest. *Northw. Sci.* 74: 306–315.
- Shaw, D.C., Chen, J., Elizabeth, A. & Braun, D. 2005. Spatial and population characteristics of dwarf mistletoe infected trees in an old-growth Douglas-fir-western hemlock forest. *Can. J. For. Res.* 35: 990–1001.
- Shaw, D.C., Huso, M. & Bruner, H., 2008. Basal area growth impacts of dwarf mistletoe on western hemlock in an old- growth forest. *Can. J. For. Res.* 38: 576–583.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York.
- Stokes, M.A. & Smiley, T.L. 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press, 73 pp.
- Tsopelas, P., Angelopoulos, A., Economou, A. & Soulioti, N. 2004. Mistletoe (*Viscum album*) in the fir forest of Mount Parnis, Greece. *For. Ecol. Manage.* 202: 59–65.
- Vallauri, D. 1998. Dynamique parasitaire de *Viscum album* L. sur pin noir dans le bassin du Saignon (préalpes françaises du sud). *Ann. Sci. For.* 55: 823–835.
- Wiegand, T., & Moloney, K. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209–229.
- Wigley T.M.L., Briffa K.R. & Jones, P.D. 1984. On the average of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Clim. Appl. Meteorol.* 23: 201–213.
- Yamaguchi, D.K. 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Can. J. For. Res.* 21: 414–416.
- Zuber, D. 2004: Biological flora of Central Europe: *Viscum album* L. *Flora* 199: 181–203.

7. APÉNDICES

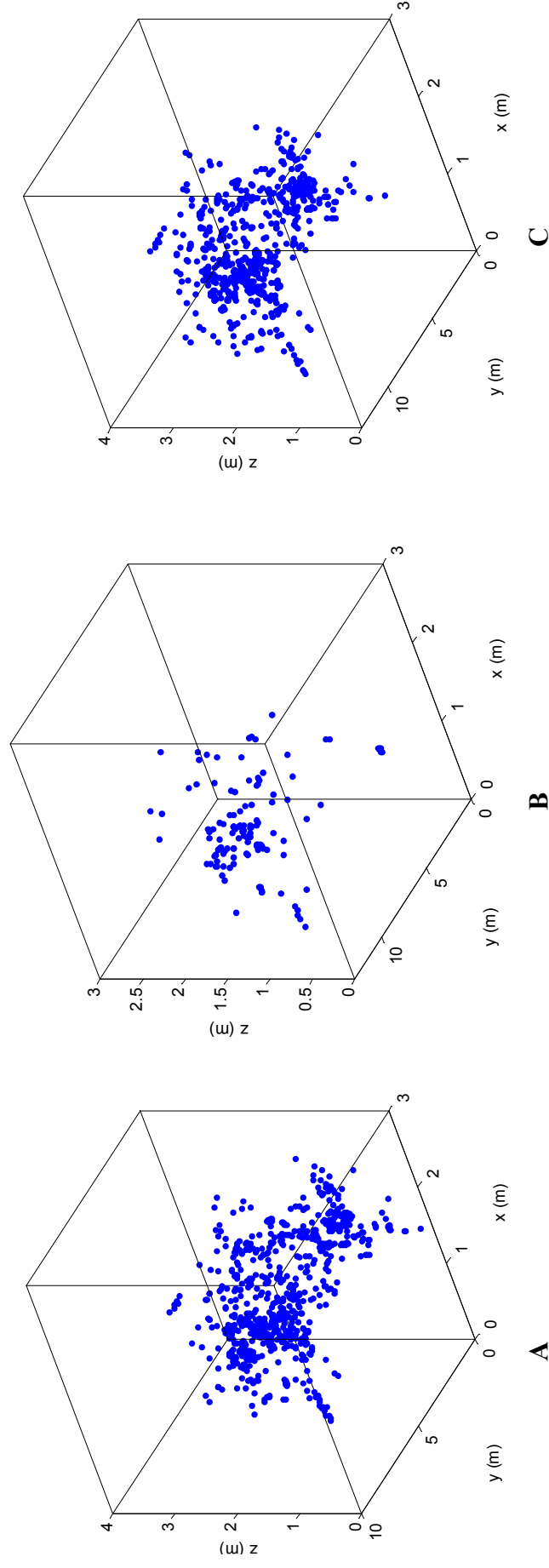


Figura 7.1. Disposición de las matas de muérdago en el pie 1 considerando todas (A, n=823) y aquellas matas con edad superior (B, n=133) e inferior a 7 años (C, n=690).

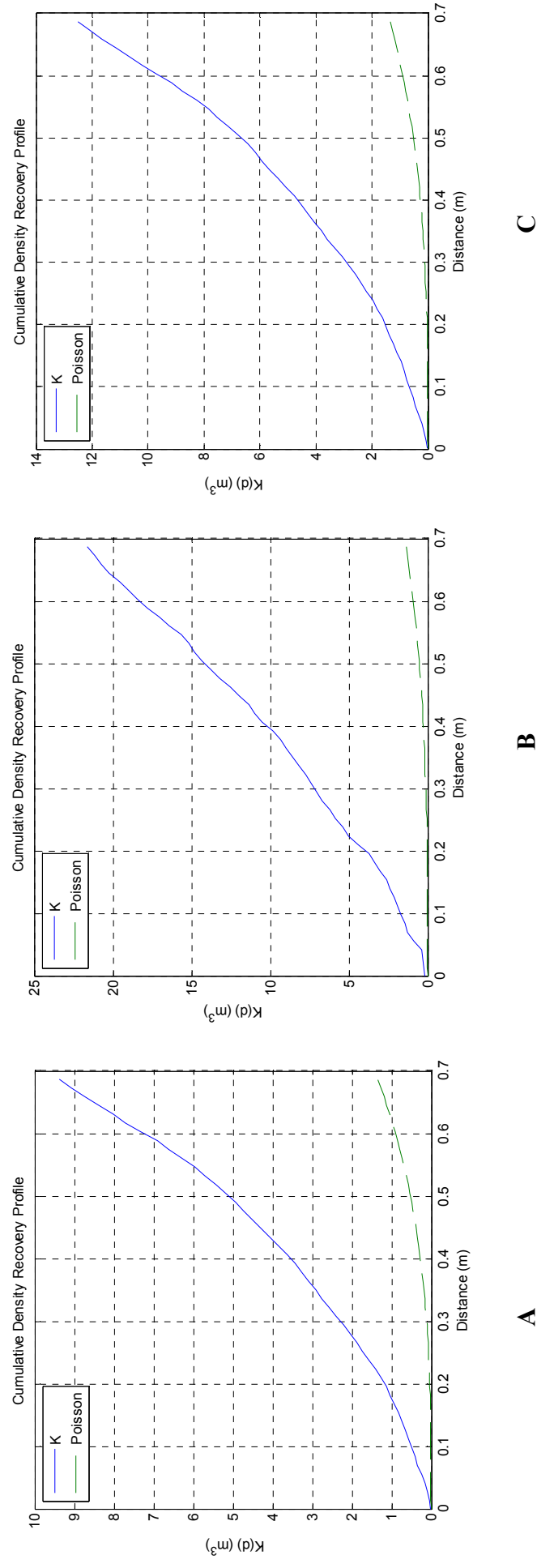


Figura 7.2. K de Ripley de las matas de muérdago en el pie 1 considerando todas (A, n=823) y aquellas matas con edad superior (B, n=133) e inferior a 7 años (C, n=690).

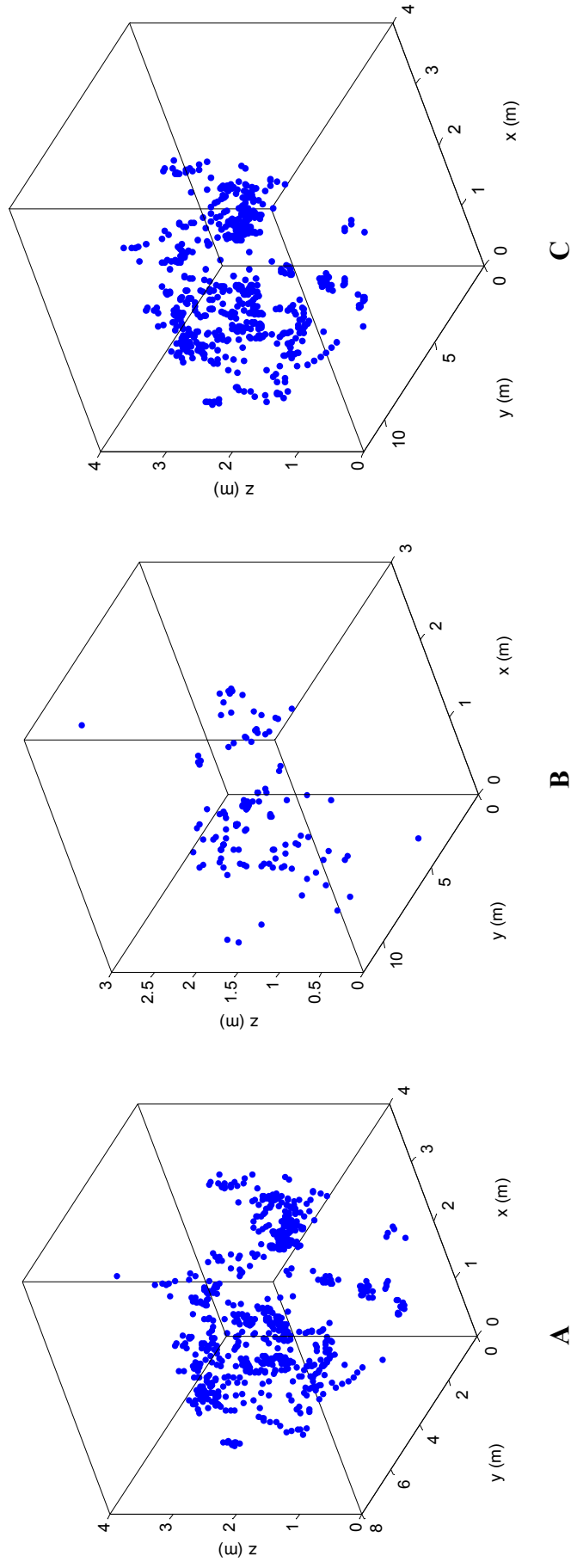


Figura 7.3. Disposición de las matas de muérdago en el pie 2 considerando todas (A, n=826) y aquellas matas con edad superior (B, n=143) e inferior a 7 años (C, n=683).

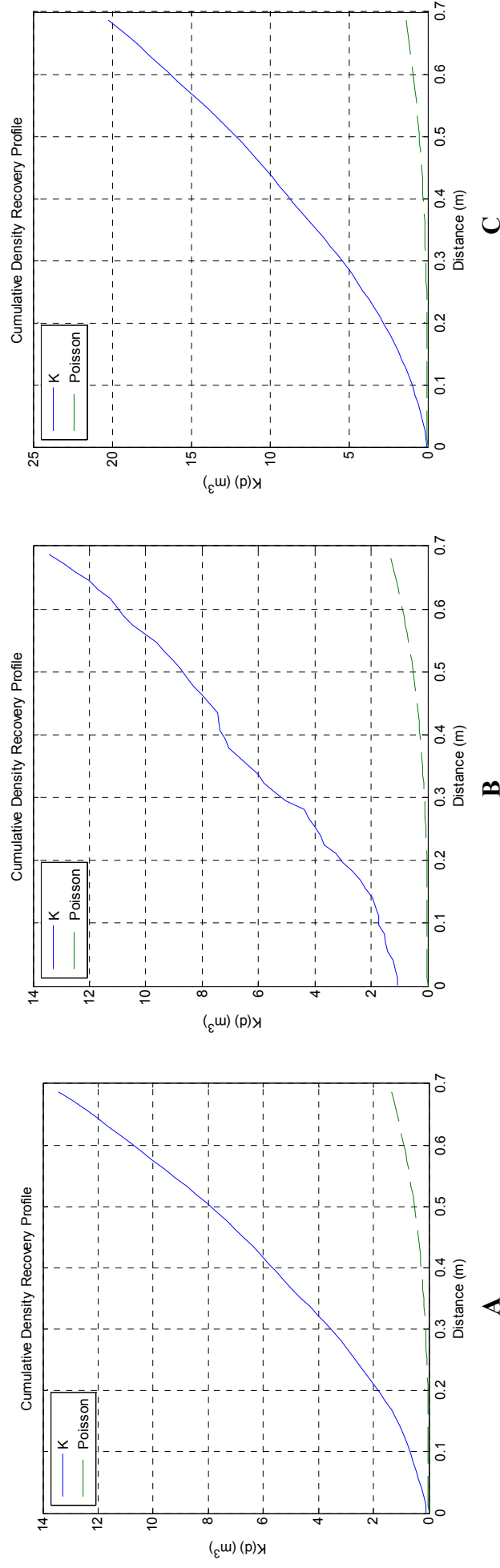


Figura 7.4. K de Ripley de las matas de muérdago en el pie 2 considerando todas (A, n=826) y aquellas matas con edad superior (B, n=143) e inferior a 7 años (C, n=683).

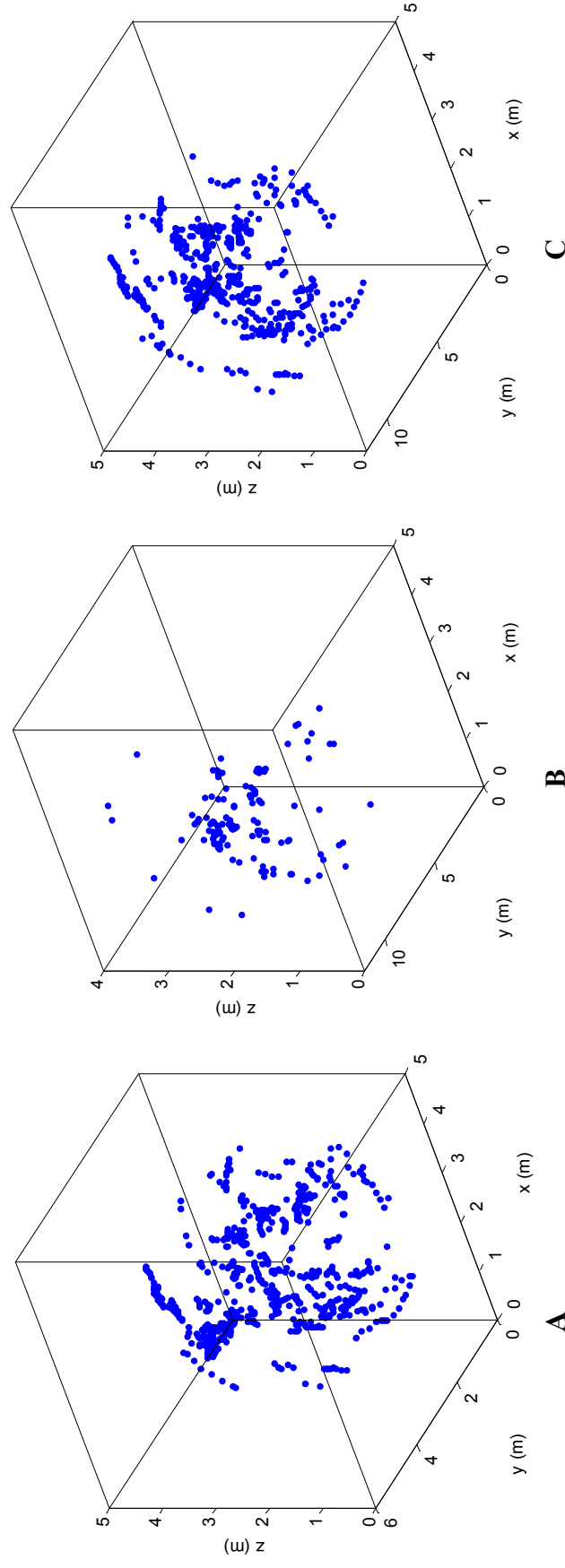


Figura 7.5. Disposición de las matas de muérdago en el pie 3 considerando todas (A, n=810) y aquellas matas con edad superior (B, n=151) e inferior a 7 años (C, n=659).

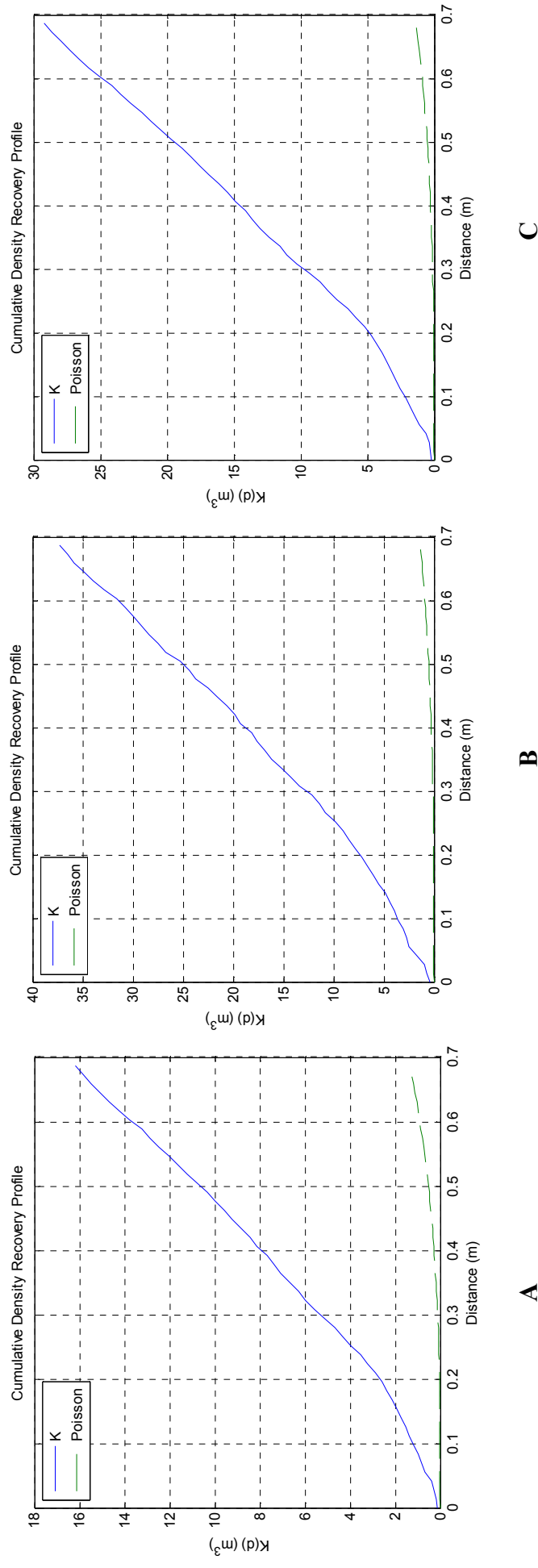


Figura 7.6. K de Ripley de las matas de muérdago en el pie 3 considerando todas (A, n=810) y aquellas matas con edad superior (B, n=151) e inferior a 7 años (C, n=659).